

**VERGLEICHENDE STUDIEN ZUR TAGES- UND
JAHRESPERIODIK DER LOKOMOTORISCHEN
AKTIVITÄT EINIGER BUNTBARSCHE
(PISCES: PERCIFORMES, CICHLIDAE)
UND ZUM RUHEVERHALTEN ANDERER FISCHE**

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
dem Fachbereich Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Erhard Weber
aus Berlin

1973

**VERGLEICHENDE STUDIEN ZUR TAGES- UND
JAHRESPERIODIK DER LOKOMOTORISCHEN
AKTIVITÄT EINIGER BUNTBARSCHE
(PISCES: PERCIFORMES, CICHLIDAE)
UND ZUM RUHEVERHALTEN ANDERER FISCHE**

Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
dem Fachbereich Biologie
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Erhard Weber
aus Berlin

1973



Referent: Professor Dr. D. O h m (TU - Berlin)
Korreferent: Professor Dr. G. K ü m m e l (FU - Berlin)
Tag der mündlichen Prüfung: 30. 05. 1973

Inhaltsverzeichnis

Seite

1. Einleitung	5
2. Material und Methodik	14
a) Prinzip der Meßmethode (Lokomoto- rische Aktivität)	14
b) Magnetmaterial und Meßgeräte	14
b1) Magnetmaterial	14
b2) Meßgeräte	16
c) Registriergerät	17
d) Auswertung der Aktogramme	17
e) Einpflanzung der Magnetmarken in die Fische	18
f) Methodik der Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen	19
g) Methodik der Freiwasserbeobachtungen	19
h) Andere Aquarienbeobachtungen	20
i) Aquarien - Technik	21
j) Tiermaterial für die Aquarien-Experimente	24
k) Kurzcharakterisierung der Bunt- barsche (Cichlidae)	25
(1) Etroplus suratensis	27
(2) Tilapia mariae	27
(3) Lamprologus werneri	28
(4) Steatocranus casuarius	29
(5) Teleogramma brichardi	30
(6) Cichlasoma spec.	30
(7) Pterophyllum scalare	31
(8) Astronotus ocellatus	32
(9) Crenicichla saxatilis	32
(10) Crenicichla lepidota	33
3. Ergebnisse	34
I. Teil: Cichlidae	34
(1) Etroplus	34
(2) Tilapia	49
(3) Lamprologus	69
(4) Steatocranus	85

	Seite
(5) Teleogramma	89
(6) Cichlasoma	95
(7) Pterophyllum	97
(8) Astronotus	109
(9) Crenicichla saxatilis	126
(10) Crenicichla lepidota	136
II. Teil: Zum Ruheverhalten anderer Fische	141
1) Das Hochsee - Pelagial (Epipelagial)	142
2) Das Küsten - Pelagial	146
3) Suprademerse Fische	150
4) Demerse Fische	160
4. Diskussion	164
5. Zusammenfassung	182
Literatur	188
Lebenslauf	200

1. Einleitung

=====

Die Beobachtung und Messung von tierischem Verhalten ist in erster Linie ein Beitrag zum vertieften Wissen der Biologie dieser Tiere, aber auch Grundlage zum Verständnis allgemein verbreiteter biologischer Vorgänge, die beim Menschen eingeschlossen. Innerhalb der 24-Stunden-Periode, also eines Tag-Nacht-Zyklus', weisen alle Organismen zeitliche Muster in ihrem Verhalten auf. Vom hochorganisierten Primaten, als Gesamtorganismus betrachtet, bis zum Einzeller, von der Pflanze bis zu einzelnen Zellorganellen sind bestimmte zeitliche Ordnungen im Ablauf biologischer Prozesse zu beobachten. Grundlegende Betrachtungen dieses Themas und spezielle Problemstellungen finden sich beispielsweise bei ASCHOFF (1954, 1955, 1957, 1958, 1959, 1962), ASCHOFF und WEVER (1962), BÜNNING (1963), LOHMANN (1967), WEVER (1967) und SMITH (1970). Auch sind dort weitere literarische Angaben zu finden.

Spezifische Kenntnisse über den circadianen Aktivitätswechsel bei Fischen und das Verhalten während der Ruhe- und Aktivitätsphasen sind nicht nur theoretisch vom Standpunkt ichthyologisch-ethologischer Fragestellung interessant, sondern wichtig im besonderen Maße in Zusammenhang mit praktischen Problemen der Ökologie und Fischereiwissenschaft. Die Ergebnisse aus den Analysen der tagesperiodischen sowie jahresperiodischen Aktivitätszyklen können wesentlich zur optimalen Anwendung konventioneller Fangmethoden in der Fischerei beitragen. Gleichzeitig sollen sie eine wertvolle Wissensgrundlage bei der sinnvollen Planung künftiger Fischzuchtmethoden im Binnenland und auch besonders im Meer bilden.

Während sich von anderen Tiergruppen (z. B. Kleinsäugetern und Vögeln) bereits seit mehreren Dekaden langfristige Aufzeichnungen zur Tagesperiodik der Bewegung, der Nahrungsaufnahme und anderer Verhaltensweisen in der Literatur finden, ist

nur ganz wenig bei Fischen darüber gearbeitet worden. Das lag vor allem in methodischen und technischen Schwierigkeiten begründet.

Erste wegweisende experimentelle Arbeiten liegen von SZYMANSKI (1914, 1918, 1920) und SPENCER (1939) vor. Wie auch anderen hier nicht extra aufgeführten älteren Autoren mangelte es diesen jedoch noch weitgehend an geeigneten technischen Möglichkeiten. Mit den Versuchstieren wurde unter z. T. sehr ungenügenden Lebensbedingungen experimentiert, so daß wirklich gründliche und auch langfristige Analysen unmöglich waren. Die Ergebnisse sind deshalb mit Vorbehalt zu betrachten.

In den letzten Jahren sind verschiedene neue Untersuchungsmethoden entwickelt worden, die es Wissenschaftlern mehrerer Disziplinen (Fischereibiologie, Ethologie, Physiologie) ermöglichen, systematische Untersuchungen der lokomotorischen Aktivität von Fischen zu beginnen.

Auf die Bedeutung der lokomotorischen Aktivität in circadianen Systemen weist LOHMANN (1967) hin. Die physiologische, ökologische und vor allem praktische Bedeutung der Verteilung von Schwimmaktivitäts- und Ruhephasen in der Tages- bzw. Jahresperiodik wurde oben bereits angedeutet.

Eine kurze Zusammenstellung der Methoden zur Registrierung von Schwimmaktivitäten bei Fischen findet sich bei DE GROOT und SCHUYF (1967). In neuerer Zeit wurden folgende Techniken benutzt:

- 1) Der Fisch stößt beim Schwimmen gegen im Wasser hängende leichte Metallstäbe. Dadurch wird ein Stromkreis geschlossen und der Schreibarm eines Aufzeichnungsgerätes bewegt (OBELE und ASCHER, 1968 mit Karauschen).
- 2) Bodenfische werden in einen leichten Netzkäfig gesperrt, der in einem großen Aquarienbecken frei hängt. Die Aufzeichnung erfolgt mit Hilfe einer Hebelwaage, die auf die Belastung des Käfigbodens durch den ruhenden Fisch anspricht (HEMPEL und LILLELUND, 1956 mit Aalen, Flundern und Kliesen).

- 3) Bodenfische werden in einem Aquarium mit doppeltem, frei beweglichem Boden gehalten. Schwimmen die Tiere, so schließt sich ein elektrischer Kontakt; ruhen sie am Grund, ist der Kontakt unterbrochen. Über einen Schreiberhebel werden auf einem Registrierapparat die Bewegungen festgehalten (HARDER und HEMPEL, 1954 mit Scholle, Flunder, Seeszunge und Steinbutt).
- 4) Der schwimmende Fisch unterbricht einen an geeigneter Stelle durch das Wasser verlaufenden feingebündelten Lichtstrahl. Der dadurch ausgelöste Stromimpuls geht über ein Relais zu einem Registriergerät (JÖNSSON, 1967 mit Karpfen; SIEGMUND, 1969 mit Flußbarsch, Schleie und Rotfeder; MÜLLER, 1968, 1969 und 1970, MÜLLER und SCHREIBER, 1967 sowie ANDREASSON und MÜLLER, 1969 mit diversen Fischarten aus dem limnischen Bereich am Polarkreis und in Mitteleuropa).
- 5) Der frei im Aquarium schwimmende Fisch ist mit einem Permanentmagneten versehen. Sobald das Tier eine lange rechteckige unbewegliche Spule kreuzt, entsteht eine Induktionsspannung. Ein Aktograph beginnt zu arbeiten, sobald der Induktionsstrom in der Spule einen gewissen Schwellenwert erreicht. Eine im Sande vergrabene Spule dient der Aufzeichnung der Bodenaktivität, eine zweite Spule dicht über der Wasseroberfläche der Registrierung der Oberflächenaktivität (DE GROOT, 1968, DE GROOT und SCHUYF, 1967 mit Plattfischen).

Zwei prinzipiell andere Methoden werden bei DE GROOT und SCHUYF (1967) zitiert:

- a) Der elektrische Widerstand zwischen einem Elektrodenpaar verändert sich, sobald ein Fisch diese Stelle durchschwimmt.
 - b) Wenn sich ein Fisch in einem Ultraschallstrahl zum Sender hin oder von ihm weg bewegt, zeigt das Echo einen Dopplereffekt in der Frequenz.
- VERHEIJEN und DE GROOT (1967) benutzten bei der Aktivitäts-

registrierung von Schollen und Flundern im Aquarium einen unterbrochenen elektrischen Stromkreis, der bei Bewegung des Tieres mechanisch geschlossen wurde. Über ein Relais wurde auf einem Kymographen registriert.

Ähnlich verfahren MUUS (1967) mit Plattfischen sowie NELSON und JOHNSON (1970) bei der Untersuchung von zwei Haifischarten.

Neben der direkten Messung der lokomotorischen Aktivität, die in den meisten Fällen überhaupt noch nicht möglich ist, müssen auch andere indirekte Methoden herangezogen werden, um über die Bewegungsaktivität im Laufe einer bestimmten Zeit etwas aussagen zu können. So sind z. B. tages- und jahresperiodische Wanderungen von Fischen hauptsächlich durch den Einsatz von verschiedenartigen Echoloten, die Analyse der Fänge der kommerziellen Fischerei und durch Taucherbeobachtungen bekannt geworden. Neuerdings wird auch mit Hilfe von UW-Fernsehkameras, UW-Häusern und Kleinsttauchbooten im Freiland gearbeitet.

Einige Beispiele seien hier angeführt, andere finden sich in der einschlägigen Literatur.

TESCH (1965) machte Aufzeichnungen mit einem Echographen in Fischpässen zur Untersuchung der Wanderaktivität von Fischen. MOHR (1969) zeigt an Hand von langjährigen Echolotbeobachtungen, wie z. B. die täglichen Vertikalwanderungen einiger mariner Schwarmfische den Fangerfolg in der Schleppnetz-fischerei beeinflussen können.

Zugleich mit den horizontalen Wanderungen und den rhythmischen Vertikalbewegungen von Meeresfischen ist eine Periodik der Nahrungsaufnahme zu beobachten. Vergleichsfänge, Magen- und Darmuntersuchungen sowie Aquarienexperimente ergänzen sich hier sinnvoll (HEMPEL, 1956 mit Plattfischen;

BREGNBALLE, 1961 mit Scholle und Flunder; VERHEIJEN und DE GROOT, 1967 mit Scholle und Flunder; MÜLLER, 1968 mit Plattfischen; DE GROOT, 1968 mit Plattfischen).

TESCH (1967) ermittelte über mehrere Jahre hinweg durch Kon-

trollfänge am Elbe-Stauwehr Geesthacht die Wanderaktivität von Neunauge, Quappe und Aal.

MOHR (1970) stellte Beobachtungen und Messungen über den Wechsel von Aktivitäts- und Ruhephasen beim Aal in einem Freilandbecken an. Dabei wurden die Passagen der Tiere durch einen kehlartigen Durchlaß mit Hilfe eines elektrischen Kontaktes auf einem Zeitschreiber automatisch registriert. GRAVE (1971, unveröffentlicht) untersuchte kurzzeitige Schwankungen im Neuston der Norwegischen See. Dabei bediente er sich eines relativ neuartigen Fanginstruments, des mit einem Ober- und Unternetz ausgestatteten Neustonschlittens. Vergleichsfänge wurden mit dem sogenannten "Hai", einer speziellen Planktonröhre, durchgeführt. Dabei zeigte sich, daß eine ganze Anzahl von marinen Fischlarven bereits periodische tägliche Vertikalwanderungen macht. Etliche Faktoren können dabei eine Rolle spielen: Fischalter, Lichtverhältnisse, Nahrungsangebot, Temperatur, Tiefe und Trübung des Wassers. SCHÄFER (1955) berichtete über das Verhalten von Jungheringsschwärmen im Aquarium.

Die Bedeutung des Tauchens für die Meeresbiologie hat im letzten Jahrzehnt sprunghaft an Bedeutung gewonnen. So haben einige wissenschaftliche Autoren durch systematische Freiwasserbeobachtungen sehr wertvolle Beiträge zum Thema Aktivitätsperiodik und Ruheverhalten bei Fischen leisten können: ABEL, 1962 mit Fischen im Golf von Neapel; FISHELSON, 1964 mit Korallenfischen des Roten Meeres; HOBSON (1965) untersuchte freitauchend die Tag-Nacht-Aktivität einiger Fische im nahen Küstenbereich des Golfs von Kalifornien; STEVENSON und MYRBERG (1966) verglichen Freiland- und Aquarienverhalten bei Pomacentriden, barschförmigen Meeresfischen, die den Cichliden sehr nahe stehen; STARK und DAVIS (1966) beobachteten die nächtlichen Gewohnheiten von Fischen im Alligator-Riff, Florida (USA); für mehrere Pomacentriden veröffentlichten EMERY (1967) sowie MYRBERG, BRAHY und EMERY (1967) einige Ergebnisse; KÜHLMANN und KARST (1967) publizierten Freiwasserbeobachtungen an Tobiasfischen der westlichen Ostsee; HOBSON (1968) unterscheidet in einer umfangreichen Freilandstudie an eini-

gen Küstenfischen des Golfs von Kalifornien nach der Verteilung von Freß- und Ruheperioden lichtaktive (diurnale), dunkelaktive (nocturnale) und dämmerungsaktive (crepusculare) Tiere. ALBRECHT (1969) fand bei vier Pomacentridenarten eine Abhängigkeit der Dauer und Intensität der Eifächelaktivität von der Tageszeit und der Tiefe, in der sich das Gelege befindet. FRICKE (1970) betont die lichtabhängige Aktivitätsperiodik von tagaktiven Röhrenaaalen im Roten Meer. NELSON und JOHNSON (1970) prüften und ergänzten ihre Aquarienmessungen mit zwei bodenbewohnenden nachtaktiven Haiarten durch Direktbeobachtungen im Meer. Sie bedienten sich der Freitauchmethode mit Preßluftgeräten.

Ein amerikanisches Unterwasserhaus war 1970 im Rahmen des Projekts "Tektite II" bei den Virgin-Inseln in der Karibik sogar Ausgangsbasis für tauchende Wissenschaftlerinnen. Sie konnten freitauchend und zu jeder Zeit Meerestiere in ihrem Wohnbereich über längere Zeitabschnitte hinweg beobachten. Dabei wurden eindeutige Unterschiede in der Tagesperiodik der lokomotorischen Aktivität und im Ruheverhalten bei Korallenriffe bewohnenden Fischen festgestellt.

Die lokomotorische Aktivität ist zwar ein wichtiges Kriterium zur Bestimmung der "Wachzeit", doch gilt dies nicht für eine ganze Reihe von Fischen, zu der die sogenannten "Ruhelosen" gehören, die ständig auf der "Walze" sind und vermutlich selbst während des Schwimmens schlafen. Auch bei etlichen Bodenfischen, die die meiste Zeit bewegungslos am Grunde verbringen, muß mit anderen Mitteln zwischen Ruhe- und Aktivitätsphase unterschieden werden (WEBER, 1961).

Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung gab es bereits zu Anfang des Jahrhunderts (KRÜPER, 1907; WINTERSTEIN, 1908). LIVINGSTON (1968 und 1970) gibt die Beschreibung einer Apparatur zur Messung des Sauerstoffverbrauchs bei kleinen Wassertieren incl. Fischen und nennt erste Ergebnisse. LIVINGSTON (1971) weist ebenfalls circadiane Aktivitätsrhyth-

men allein an Hand von O_2 -Verbrauchsmessungen bei einigen Kardinalfischarten (Apogonidae) nach. Die Ruheintensität wurde auch bereits mittels Anzahl der Kiemenschläge (=Atemfrequenz) versuchsweise meßerprobt (SIEGMUND, 1969; WEBER 1961). HALSBAND (1968) entwickelte eine Apparatur, mit der man über längere Zeit simultan den Sauerstoffverbrauch nach einer chemischen Methode sowie Atemfrequenz und Darmtemperatur von Fischen auf elektrische Weise bestimmen und registrieren kann.

Elektrische Fische senden elektrische Impulse unterschiedlicher Frequenz im Laufe des Tages aus. Hier lassen sich also an Hand der Entladungsfrequenzen bei einer kleinen Gruppe von Fischen Anhaltspunkte für Ruhe und Aktivität gewinnen (LISSMANN und SCHWASSMANN, 1965).

Durch Ableitung und Aufzeichnung von Hirnströmen (EEG) sowie der Herztätigkeit (EKG) ist es ebenfalls möglich, zwischen Schlaf- und Wachzuständen zu unterscheiden. Dieser Techniken bedienten sich bereits - wenn auch mit anderer Fragestellung - einige Experimentatoren (KISCH, 1948; OETO, 1950; SEYATY, 1957; HARA, UEDA und GORBMAN, 1965; SATCHELL, 1968; HARA und GORBMAN, 1967; UEDA, HARA und GORBMAN, 1967).

Früher wurde Ruhe bzw. Schlaf als ein bloßer Erschöpfungszustand oder eine allgemeine Herabsetzung der Körperfunktionen angesehen. Heute wissen wir durch eingehende Laboratoriumsversuche mehr über die Physiologie des Schlafs. Schlaf ist ein aktiver Prozeß, ein anderer aktiver Prozeß des Gehirns als am Tage. Er dient der Restitution des Organismus, besonders des Nervensystems. Verschiedene Zustände der Ruhe lassen sich erkennen, doch fällt das Unterscheiden von Schlaf, Ruhe, Dösen, Verharren etc. nicht leicht. Von Fischen ist darüber fast noch nichts bekannt. Bloße Verhaltensbeobachtungen, zufällig oder systematisch, und einige wenige Messungen geben Anhaltspunkte dafür, daß auch diese Tiere nicht ohne Schlaf auskommen. Mit Schlaf ist also vorerst nur eine allgemeine Ruhezeit im Tagesrhythmus der betreffenden Fisch-

art gemeint, ohne daß etwas über die Intensität ausgesagt wird. An Hand der Analysen von lokomotorischer Aktivität, Verhalten (z. B. Orientierung, Stellung und Schutz während der inaktiven Phase), Atmung, Erregbarkeit und Färbung kann man versuchen, Maßkriterien zum Unterscheiden einzelner Ruheperioden zu finden.

Ruhe und Schlaf bei Mensch und Tier wurden u. a. behandelt von HEDIGER (1955), IMMELMANN (1964), MÜLLER-LIMMROTH (1965), HASSENBERG (1965) und FOULKES (1969).

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einigen Aspekten der oben angeschnittenen Probleme und soll einen Beitrag zur Tages- und Jahresperiodik der lokomotorischen Aktivität einiger Fische liefern und zur Frage, ob Fische schlafen bzw. wie sie sich während der Ruhephase verhalten.

Dabei geht es im einzelnen um folgende Schwerpunkte:

- a) Vergleich verwandter Arten mit unterschiedlichen Lebensräumen und Lebensweisen.
- b) Eventuelle Änderungen der täglichen Ruhe- und Aktivitätszeiten im Jahreslauf. - MÜLLER (1969) hat darauf hingewiesen, daß alle bisherigen Untersucher den großen Fehler begangen haben, ihre Experimente über viel zu kurze Zeit laufen gelassen zu haben. Er hebt die entscheidende Bedeutung gleichzeitiger Untersuchungen von Tages- und Jahresperiodik hervor; nur so lassen sich z. B. Phasenwechsel erfassen.
- c) Einflüsse biologischer Art und abiotischer Faktoren auf die Aktivität bzw. den Rhythmus.
- d) Vergleich von Genauigkeit und Brauchbarkeit verschiedener Untersuchungsmethoden am selben Objekt (Aktogramme, Atemfrequenz, Verhalten).
- e) Unterscheidung verschiedener Ruheintensitäten; Benennung

geeigneter Maßkriterien und Methoden zur Bestimmung von Ruhe und Aktivität.

Einige Buntbarscharten (Cichlidae), seit langem ein bewährtes Objekt der Verhaltensforschung, dienen den Aquariexperimenten. Freiland- und Aquarienbeobachtungen werden vergleichend von vielen Fischarten mehrerer Gattungen mitgeteilt.

2. Material und Methodik

=====

a) Prinzip der Meßmethode (Lokomotorische Aktivität)

Bewegt man einen Dauermagneten im magnetischen Feld eines anderen fest installierten Dauermagneten (= Differenzsonde), so verändert sich die auf die Meßsonde wirkende Feldstärke. Die Größe der Meßwerte wird bestimmt durch Stärke, Bewegungsrichtung, Geschwindigkeit und Abstand des beweglichen Magneten in Beziehung zur Sonde. Umgekehrt gibt ein Magnet in Ruhe einen konstanten Meßwert. Versieht man also einen Fisch mit einem Permanentmagneten aus geeignetem Material, so wird sich jede Bewegung des Tieres durch den erzeugten Induktionsstrom als Zeigerausschlag auf dem an die Sonde angeschlossenen Meßinstrument ablesen lassen. Ohne prinzipielle Schwierigkeiten ist es dann möglich, die Ausschläge vom Meßinstrument auf einen Kompensationsschreiber weiterzuleiten und dort zu registrieren.

Erstmalig experimentierte LILLELUND (1967) mit dieser Methode. WEHRMANN (1969) erprobte das Verfahren bei der Messung der Bewegungsaktivität am Aal. In Abb. 1 ist das von mir benutzte Prinzip der Aktivitätsmessung mit Hilfe von Magnetmarken dargestellt. Die Fische haben bei dieser Meßanordnung den Vorteil absoluter Bewegungsfreiheit, unabhängig von jeglichen Licht-, Wärme- oder chemischen Bedingungen.

b) Magnetmaterial und Meßgeräte

b1) Magnetmaterial

Je nach Art und Größe der Versuchsfische sowie der verwendeten Aquarien kamen die folgenden unterschiedlichen Magnete zum Einsatz:

- a) Kleinstmagnete aus Magnetoflex, einer Fe-Co-V-Legierung (spez. Gew. ≈ 8 p/ccm), der Firma "Vacuumschmelze" (Hanau) in den Größen

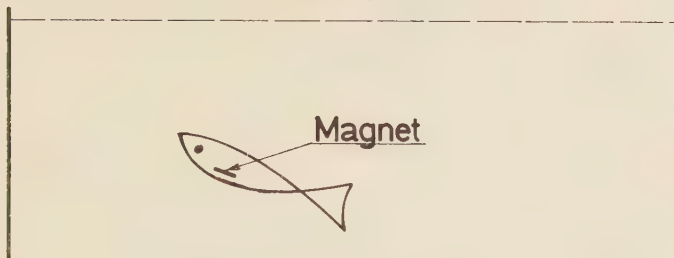
0,4 x 11 x 0,1 (in mm)

0,4 x 11 x 0,2 (" ")

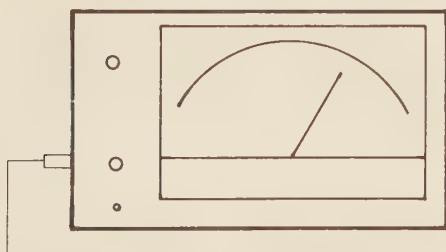
0,4 x 11 x 0,3 (" ")

Differenzsonde

Versuchsaquarium



Magnetfeldstärkemesser



Kompensationsschreiber

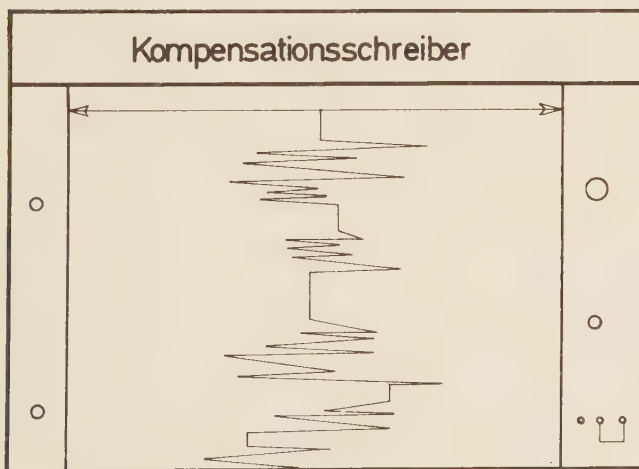


Abb.1: Prinzip der Aktivitätsmessung mit Hilfe
von Magnetmarken

Die Stücke wurden von einem längeren Streifen nach Maß geschnitten und erst dann aufmagnetisiert (magnetische Werte H_c 460 - 478, Br 5150 - 5450)

- b) Aus einem großen Fe-Hufeisenmagneten geschnittene Magnetstäbe in den Maßen 0,20 x 0,15 x 20 (in mm)
- c) Ganzmetall-Magnetstäbe der Firma "Vacuumschmelze" (Hanau) in den Abmessungen 1,5 mm $\varnothing$, 15 mm Länge
- d) Gesinterte Greifermagnete (6,0 mm $\varnothing$, 20 mm Länge), bestehend aus einem Dauermagnetkern und einem nicht magnetisierbaren Mantel aus einer Cu-Le-gierung der Firma "Deutsche Edelstahlwerke" (Dortmund)

Alle Magnete wurden mit flüssigem, klarem Polyvinylchlorid (PVC-Spray) überzogen, das nach wenigen Minuten einen festen, dauerhaften Plastiküberzug bildet. Sie waren damit gegen Korrosion und andere chemische Einflüsse im Fischkörper weitgehend geschützt.

b2) Meßgeräte

Als Meßgerät benutzte ich den von der Firma "Institut Dr. Förster" (Reutlingen) entwickelten Magnetfeldstärkemesser "Magnetoscop F Typ 1.067". Das Instrument arbeitet normalerweise netzunabhängig mit 8 Monozellen ($8 \times 1,5 \text{ V} = 12 \text{ V}$). Für den Dauereinsatz schaltete ich jedoch ein handelsübliches Netzgerät (SG 0025 / Power Pack) vor, wie es auch für Transistoren-Radios oder kleine Fernsehgeräte Verwendung findet. Die magnetischen Feldstärkeveränderungen wurden mit Hilfe der Magnetfeld-Differenzsonde des "Institut Dr. Förster" (Reutlingen) - Typ GK -32-100 -B 15-1 - erfaßt. Dieses Instrument ist speziell zum Aufsuchen magnetischer Störfelder geeignet. Durch die Kompensierung des magnetischen Erdfeldes und anderer eventuell auftretender magnetischer Störungen ist es mit den Geräten möglich, direkt das von dem Permanentmagneten im Fisch erzeugte Feld zu messen. Der Meß-

bereich liegt bei der gewählten Meßanordnung zwischen 6 und 2000 mOe (für 100 Skalenteile Endausschlag). Für die Aktivitätsmessung kam es jedoch weniger darauf an, absolute Meßwerte zu erhalten, als vielmehr eine die relative Bewegung des Fisches repräsentierende Bewegung des Zeigers auf der Meßskala bzw. des Schreibers auf dem Registriergerät.

c) Registriergerät

Zur Aufzeichnung der Bewegungsabläufe benutzte ich als Registriergerät den Ein-Kanal-Kompensations-Flachschreiber (Typ "Linoscript LS 100") der Firma "Linseis" (Selb, Bayern). Das Gerät erlaubt, sofern notwendig, eine zusätzliche beträchtliche Verstärkung der Meßspannung. Dadurch wird es möglich, selbst magnetische Feldstärken von $< 0,05$ mOe noch sicher anzuzeigen. Für die gewählte Meßanordnung bedeutet dieses, daß ein größerer Meßabstand zwischen dem beweglichen Dauermagneten und der festen Magnetfeld-Differenzsonde möglich ist, als bei einfacher Verwendung des Magnetoscops. Das Gerät besitzt 14 in Stufen umschaltbare Meßbereiche (1 mV - 100 V). Die Papiervorschubgeschwindigkeit ist in 10 Stufen schaltbar (0,5 - 500 mm/min). Der Nullpunkt ist kontinuierlich über die gesamte Schreibbreite einstellbar. Die Aufzeichnung der lokomotorischen Aktivität erfolgte durch eine Spezialkapillare mit verschiedenfarbiger Tinte auf 16 m langem und 250 mm breiten Registrierpapier.

d) Auswertung der Aktogramme

Die Ergebnisse ließen sich sowohl qualitativ als auch quantitativ interpretieren. Zeitdauer und Zeitpunkt der einzelnen Bewegungsphasen der Fische konnten analysiert werden. Bei einer konstanten Papiervorschubgeschwindigkeit von 5 mm/min in allen Versuchen waren die Bewegungslinien normalerweise so weit voneinander abgesetzt, daß eine exakte Ausmessung ohne nennenswerten Fehler möglich war. Dazu benutzte ich einen als "Meilograph" bezeichneten Kilometerzähler, wie

er zum Abradeln einer Strecke auf Landkarten von Geographen verwendet wird, und einen selbstkonstruierten Radler mit dem Zählwerk eines Fahrradkilometerzählers. Die Bewegungslinien wurden kontinuierlich abgeradelt, 2 Stunden jeweils zusammengefaßt. Der Zahlenwert auf dem Zählwerk galt als Maß für die Aktivität des Fisches. Die Summe der 12 Werte in 24 Stunden wurde gleich 100 % Aktivität gesetzt, die einzelnen Zweistundenwerte dann in Prozente umgerechnet.

e) Einpflanzung der Magnetmarken in die Fische

Prinzipiell sind bisher zwei verschiedene Methoden benutzt worden, um Fremdkörper bei lebenden Fischen unterzubringen:

- 1) äußerliches Befestigen
- 2) innerliches Einpflanzen

WUNDER (1960) führte umfangreiche Versuche aus, um am Karpfen die Frage zu beantworten, ob nach der Einpflanzung von Fremdkörpern aus Kunststoffen und anderen Materialien in die Muskulatur und in die Leibeshöhle irgendwelche Schäden nachweisbar sind. Für meine Experimente entschied ich mich für das Implantieren der Metall-Magnetmarken in die Leibeshöhle.

Ausführung der Operation:

Der aus dem Wasser herausgenommene Fisch wurde in feuchte Tücher gewickelt und seitlich auf eine Schaumgummiunterlage gelegt. War er eingehüllt und waren vor allem die Augen gut bedeckt, erfolgte keinerlei Bewegung. Zwischen After und Ansatz der Bauchflossen wurde in der Bauchgegend mit dem Skalpell (und/oder Rasierklinge, Schere) ein kleiner senkrechter Einschnitt in die Bauchwand gemacht, und die Muskulatur mit einer Sonde etwas auseinandergedrückt. Das Einschieben des Magneten in die Leibeshöhle erfolgte dann mit Hilfe einer Pinzette. Nach Entfernen der Sonde verschloß die Muskulatur die kleine Wundöffnung wieder. Eine Naht zu legen war nicht nötig. In fast allen Fällen erfolgte eine reaktionslose Einheilung des Fremdkörpers ohne Infektion von außen. Nur ausnahmsweise rutschte der Magnet bei ungünstiger Lage in der Leibeshöhle kurz nach der Operation wieder aus der Ein-

schnittöffnung. In zwei Fällen wuchs er aus der Muskulatur und wurde erst nach 3 bzw. 9 Monaten an ganz anderer Stelle abgestoßen, ohne daß der Fisch Schaden nahm. Die Operationswunde war nur einige Tage durch die kleine Narbe sichtbar, später meist kaum noch zu erkennen. Auf eine Narkose der Fische, die leicht mit Urethan oder MS 222 (Sandoz) möglich wäre, wurde verzichtet, da der Eingriff in kürzester Zeit und auf schonendste Weise durchgeführt wurde. Die Operation dauerte bei einem Tier etwa 2 Minuten. Blutungen traten nur ausnahmsweise auf. Fast alle Fische überstanden die Eingriffe gut, schwammen sofort nach der Operation und versteckten sich. Ein bis zwei Tage später zeigten sie das Normalverhalten, das vor der Einpflanzung der Permanentmagnete zu beobachten war.

f) Methodik der Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen

Die Atemfrequenzmessungen sowie das Aktivitäts- und Ruheverhalten sind gleichzeitig in zweistündigem Rhythmus über den jeweiligen gesamten Versuchszeitraum aufgezeichnet worden. Die Atemfrequenz wurde mit Hilfe einer Stoppuhr gemessen, wobei die Anzahl der Kiemenschläge pro Minute als Maß diente. Die Messungen wurden kontinuierlich über den Meßzeitraum verteilt, am Tage und auch bei Nacht in vergleichbar langen Perioden. Während der Dunkelphase verwendete ich kurzfristig eine 40-Watt-Rotlichtlampe oder eine mit schwacher Leuchtkraft ausgestattete Taschenlampe zum Beobachten und Protokollieren. Bei der Bestimmung der optischen Reizempfindlichkeit wurde auch die volle Aquarienbeleuchtung für kurze Zeit eingeschaltet. Die Atemfrequenzwerte sind jeweils über zwei Stunden gemittelt, die Verhaltensbeobachtungen an den Cichliden nach Hell- und Dunkelphase bzw. Aktivitäts- und Ruheverhalten zusammengefaßt.

g) Methodik der Freiwasserbeobachtungen

Die Untersuchungsergebnisse, in den letzten Jahren gesammelt,

resultieren aus Gelegenheitsbeobachtungen und täglichem systematischem Beobachten und Abschwimmen eines begrenzten Gebietes über mehrere Tage oder Wochen hinweg. Mit Hilfe des Schwimmtauchens (Flossen, Maske, Schnorchel) wurde Material zusammengetragen:

Insel Sardinien / Italien (August - September 1964)

Kycladen - Archipel / Griechenland (August - September 1965)

Insel Madeira / Portugal (August - September 1966)

Kapverdische Inseln / Überseeprovinz Portugals
(Februar - März 1968)

Insel Zypern (September 1971)

Wegen der meist geringen Wassertiefe war der Gebrauch eines Tauchgerätes nicht nötig. Tiefen bis zu 10 m konnten regelmäßig freitauchend erreicht werden. Für Nachtbeobachtungen verwendete ich einen UW-Handscheinwerfer (Vega / Italien, 6 x 1,5 V). Die Protokollierung erfolgte unmittelbar nach den 1-2-stündigen Tauchgängen. Nähere Angaben über Freiwasserbeobachtungen in bezug auf Problemstellung und Methodik finden sich u. a. bei den in dem entsprechenden Abschnitt der Einleitung (S.9f.) aufgeführten Autoren.

Aquarienbeobachtungen bildeten eine wertvolle Grundlage und Ergänzung zu denen im freien Meer.

h) Andere Aquarienbeobachtungen

Beobachtungen Anfang der sechziger Jahre an verschiedenen Fischarten in Aquarien waren z. T. Grundlage für die Freiwasserbeobachtungen. Ergänzend kamen Aufzeichnungen hinzu, die ich während der Arbeiten zur vorliegenden Dissertation machte. Beobachtet wurde in einigen in- und ausländischen Schauaquarien, hauptsächlich jedoch im Berliner Aquarium, das dem Zoologischen Garten angeschlossen ist. Bei nächtlicher Dunkelheit verwendete ich in der Regel eine Taschenlampe mit geringer Leuchtkraft zum Kontrollieren der Becken. Gelegentlich wurde ganz kurzfristig die volle Aquarienbeleuchtung eingeschaltet oder ein Dämmerungslicht, wenn die Beleuchtungsanlagen mit Stufenschaltung ausgerüstet waren.

i) Aquarien-Technik

Hälterungs- und Versuchsbecken wurden individuell je nach Fischart und Versuchsbedingungen ausgewählt. Die Buntbarsche hielt ich teils einzeln in durch schwarzen Karton sichtisolierten Vollglasbecken oder in kleinen Gruppen in größeren Rahmenaquarien. Entsprechende Angaben finden sich bei den einzelnen Untersuchungsergebnissen. Alle Aquarien konnten nach Bedarf vollständig abgeschirmt und die Fische durch ein Guckloch beobachtet werden. Für die DD-Versuche wurden die Becken völlig lichtisoliert. Deckglasscheiben verhinderten das Eindringen von Fremdstoffen, das eventuelle Herausspringen von Fischen und wirkten zugleich temperaturstabilisierend. Folgende Aquarien kamen zum Einsatz:

Art	Abmessungen (in cm)	Wasser- Füllung (in l)	Art der Beleuchtung
1. Glas, gekittet	44 x 22 x 25	22	2 x 25 Watt-Birnen
2. Vollglas	30 x 21 x 24	14	1 x 25 Watt-Birne
3. "	29 x 20 x 23	12	1 x 25 " "
4. Plexiglas	43 x 22 x 24	20	1 x 25 " "
5. "	28 x 20 x 24	12	1 x 25 " "
6. Rahmenbecken	100 x 35 x 49	160	1 x 30 Watt-LR*
7. "	100 x 30 x 40	120	1 x 30 " "
8. "	50 x 25 x 30	35	2 x 25 Watt-Birnen
9. "	65 x 25 x 45	69	2 x 25 " "
10. "	70 x 35 x 50	118	2 x 25 " "
11. "	70 x 30 x 35	70	3 x 25 " "
12. "	80 x 30 x 40	90	3 x 25 " "
13. "	80 x 60 x 40	185	1 x 30 Watt-LR

* = Leuchtstoffröhre

Die Becken waren möglichst naturgetreu dem Biotop der Tiere entsprechend eingerichtet. Verwendet wurden Kies, Steine, Wurzeln und in angebrachten Fällen auch kräftiges Pflanzenmaterial.

Das Berliner Leitungswasser wurde chemisch nicht behandelt. Nur für Etroplus wurde mit Hilfe von käuflichem Meersalz Brackwasser mit einem Salzgehalt von ca. 10 ‰ hergestellt. Die meisten Cichliden stellen keine hohen Ansprüche an die Wasserqualität. Die ermittelten pH-Werte lagen bei 7; die CaO-Härte bewegte sich etwa um 10° dH.

Durch Preßluft erzeugende Aquariumpumpen erfolgte eine ständige Belüftung des Wassers, so daß die Sättigung mit O₂ stets hoch war. In den Hälterungsbecken und während der ersten Versuchsstadien hielt ich einen ständigen Wasserdurchlauf mit Hilfe der Aquariumpumpen und eingebauten Außenfiltern aufrecht (Kies, Perlonswatte, Aktivkohle). Später verzichtete ich auf Filter. Etwa 1/3 des Wassers wurde dann ca. alle 2 Wochen erneuert, wobei die Becken gleichzeitig gereinigt wurden. Die konstante Wassertemperatur betrug für alle Fische und Versuche 25° C $\pm$ 1° C. Sie konnte über entsprechend eingestellte Thermostaten und Heizungsstäbe (30, 50, 100 Watt) geregelt werden. Ein Wasserthermometer diente zusätzlich der ständigen Temperaturkontrolle.

Die Aquarien standen in Räumen ohne direkte Sonneneinstrahlung. Die Fische wurden praktisch unter künstlichen Licht-Dunkel-Bedingungen geprüft. Hälterung und Regelversuche erfolgten im Licht-Dunkel-Verhältnis 12 : 12 (LD = 12 Stunden Licht : 12 Stunden Dunkelheit):

Dunkelphase von 20.00 h - 8.00 h $\leq$ 0,5 Lux

Morgendämmerung von 8.00 h - 8.30 h $\approx$ 20 Lux

Volle Kunsttag-Beleuchtung von 8.30 h - 19.30 h $\approx$ 200 Lux

Abenddämmerung von 19.30 h - 20.00 h $\approx$ 20 Lux

Bei der vollen Kunsttag-Beleuchtung brannten die auf Seite 21 unter "Art der Beleuchtung" aufgeführten Lichtquellen. Die Beleuchtungsstärke wurde mit einem Luxmeter senkrecht unter der Lichtquelle direkt über dem Wasserspiegel gemessen. Durch entsprechende Variationen des Abstandes Lichtquelle - Wasseroberfläche erreichte ich annähernd gleiche Luxwerte.

In den beiden Dämmerungsphasen war die direkte Aquarienbeleuchtung ausgeschaltet. Es fiel nur indirekt Licht von einer im Versuchsraum brennenden Lampe von oben in die Becken.

In der Dunkelphase und bei den DD-Versuchen brannte keine Lichtquelle, bei den LL-Versuchen die direkte Beckenbeleuchtung in gleichbleibender Stärke. Sämtliche Beleuchtungsphasen wurden automatisch über eine Uhr gesteuert (Aquarium-Automat SX 24 der Firma "Zühlke & Brändli AG", Zürich). Die ununterbrochen laufenden relativ lauten Aquariumpumpen und das geräuschvolle Aufperlen der Luftblasen im Wasser übertönten alle etwa rhythmisch auftretenden Geräusche für die Fische, so daß unkontrollierte Zeitgeber mit hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden können.

Zur Herstellung von Fotos und Fotovorlagen für Zeichnungen diente die zweiäugige Spiegelreflexkamera Optima-Reflex (Firma "Agfa", Leverkusen) mit Nah- und Vorsatzlinsen und Elektronenblitz.

Die Versuche fanden in der Zeit vom Winter 1969/70 bis zum Frühjahr 1972 im I. Zoologischen Institut der Freien Universität in Berlin-Dahlem und in geeigneten Privaträumen statt.

j) Tiermaterial für die Aquarien-Experimente

Für die Fischversuche wurden 9 Gattungen von Buntbarschen (Cichlidae) mit 10 Arten verwendet. Eine Kurzcharakterisierung der einzeln aufgeführten Arten findet sich in dem entsprechenden Abschnitt auf Seite 27 ff.

Die Entscheidung, Cichliden für die Experimente zu nehmen, war bedingt durch die weite geographische Verbreitung der Familie, den Artenreichtum, gute Kenntnisse der Ökologie und Biologie vieler Gattungen, relativ einfache Beschaffung von geeignetem Material und leichte Hälterungsbedingungen. Die engere Auswahl der Arten wurde durch unterschiedliche Lebensräume bestimmt. Gattungs- und Artnamen der Fische waren mir meistens aus Erfahrung bekannt oder aus den Listen und Angaben der Händler ersichtlich. Zur Nachprüfung der Richtigkeit benutzte ich gelegentlich STERBA (1959): Süßwasserfische aus aller Welt. Herrn Dr. F. Terofal (München) danke ich für die Nachbestimmung und Bestätigung einiger Artnamen.

Im gesamten Arbeitszeitraum verwendete ich etwa 100 Fische für die Aquarienversuche und -beobachtungen. Die meisten Tiere stammten aus Nachzuchten, nur einige waren importierte Wildfänge ; sie wurden in verschiedenen zoologischen Einzelhandelsgeschäften, einigen Großhandelsfirmen und privat, hauptsächlich in Berlin gekauft.

Die Fische wurden stets mehrere Tage bis Wochen zur Eingewöhnung unter Versuchsbedingungen gehalten. Für die Experimente und Messungen verwendete ich nur gesundheitlich einwandfreie Fische. Operierte Tiere kamen frühestens 1 - 2 Wochen nach dem Eingriff in die Versuche. Nähere Angaben über Größe, Alter, Geschlecht und Zusammenleben der Barsche finden sich gegebenenfalls bei den einzelnen Ergebnissen. Um Dressuren durch konstante Futterzeiten (= Zeitgeber) zu vermeiden, wurde zu verschiedenen Tageszeiten und in verschiedenen langen Abständen Nahrung gegeben. Die Futtertabelle war sehr artspezifisch und mannigfaltig. Sie reichte von Trockenfutter (TetraMin) über Krabben, Hackepeter, Schabefleisch,

Schweineherz, Wurst, Mehlwürmer, Tubifex, Jungfische, Wasserflöhe, Regenwürmer etc. bis zum eigenen kleinen Artgenossen.

Während der Aktogrammaufzeichnungen, einschließlich der DD- und LL-Versuche, blieben die Fische ohne Futter.

k) Kurzcharakterisierung der Buntbarsche (Cichlidae)

In der Klasse der Osteichthyes (= Teleostomi = Knochenfische) nehmen die Buntbarsche folgende systematische Stellung ein:

Teleostei (= eigentliche Knochenfische)

Abteilung III

Überordnung: Acanthopterygii (= Barschförmige)

Ordnung: Perciformes (= Barschfische)

Unterordnung: Percoidi (= Barschartige)

Familie: Cichlidae (= Buntbarsche)

(in Anlehnung an GOLDSTEIN, 1970)

Die Entstehung der Cichliden hat ihre Wurzel in der Kreidezeit, also vor über 100 Millionen Jahren, als Asien, Afrika und Südamerika noch eine zusammenhängende Landmasse bildeten. Vermutlich waren meeresbewohnende, barschähnliche Fische, Vorläufer der jetzt ausschließlich im Meer lebenden riffbewohnenden Pomacentriden, auch Ausgangsmaterial für die Cichliden, die wir heute mit ca. 500 Arten vor allem im Süßwasser, aber auch im Brack- und Seewasser antreffen. Die Trennung der Kontinente fand zu einer Zeit statt, als sich die Cichliden schon breit spezialisiert hatten, so daß wir Vertreter mit gemeinsamen Merkmalen sowohl in Afrika als auch in Südamerika finden. Die Buntbarsche sind eine der an Arten reichsten Süßwasser-Fischfamilien. Sie haben sich ökologisch sehr weiterspezialisiert, vor allem im tropischen Afrika mit etwa 300 Arten; ca. 150 Arten leben in Amerika, 30 in Asien. Abb. 2 zeigt die Verbreitungsgebiete der untersuchten Cichliden. Die Spezialisierungen treten besonders drastisch in bezug auf den eng begrenzten Lebensraum, die Nahrung und das



Abb. 2: Verbreitungsgebiete der untersuchten Cichlidae

- | | |
|---------------------------|---------------------------|
| 1 = Etroplus suratensis | 6 = Cichlasoma spec. |
| 2 = Tilapia mariae | 7 = Pterophyllum scalare |
| 3 = Lamprologus weneri | 8 = Astronotus ocellatus |
| 4 = Steatocranus casuaris | 9 = Crenicichla saxatilis |
| 5 = Teleogramma brichardi | 10 = Crenicichla lepidota |

hoch entwickelte Sozialverhalten hervor. Nähere Angaben finden sich u. a. bei BAERENDS (1950), BECHTLE (1964), GOLDSTEIN (1970, 1971), MYRBERG (1965, 1966), VOGT (1962) und WICKLER (1965, 1966, 1967). Die in den Versuchen verwendeten Arten von Buntbarschen seien auf den folgenden Seiten kurz vorgestellt:

(1) Indischer Diamantbuntbarsch

E. troplus suratensis (Bloch, 1790)

Vorderindien und Ceylon:

Vorzugsweise in Brackwasser bis reinem Seewasser; bis 50 cm Länge; in Gefangenschaft wesentlich kleiner; Hälterung in reinem Süßwasser bedingt möglich; 6 - 8 Querbinden, die nicht sehr kräftig hervortreten; Geschlechtsunterschiede unbekannt; Zucht schwierig; Jungtiere im Schwarm; auch ältere sehr gesellig beisammen; Speisefisch; kräftige Lebendnahrung, Trockenfutter, Pflanzennahrung.

(2) Maria - Buntbarsch

Tilapia mariae Boulenger, 1899

Westafrika: in Flüssen von der Elfenbeinküste bis Kamerun, vor allem unterer Niger, Lagos; feste wohl abgegrenzte Standorte; viele Versteckplätze;

bis 30 cm Länge, im Aquarium kleiner;
entlang der Körpermitte 5 - 6 große, unregelmäßig begrenzte schwarze Flecke; Querstreifung bei Jungfischen (ebenso bei Gejagten, Unterlegenen, Ruhenden); pflanzliche, tierische Nahrung, Trockenfutter;
ziemlich resistent gegen vorübergehend tiefere Wassertemperaturen bis zu $\approx 15^{\circ}$ C;
gut züchtbar; Offenbrüter; Laich auf Steinen, an der Glasscheibe, in Höhlen (unter Steinen); zur Laichzeit starkes Wühlen (Grubenbau); Kiesgrund; feste Paare; ♀ putzt die Unterlage für das Gelege und baggert mehrere Gruben für die Jungen; Gelege- und Jungenbetreuung gemeinsam von ♀ und ♂;
Gattung mit Arten in sehr extremen Umweltbedingungen; Offenbrüter und Maulbrüter (Versteckbrüter); Speisefisch; Zucht in Teichen. In den letzten Jahren haben Arten der Gattung Tilapia als Nutzfische immer größere Bedeutung erhalten. Man hat sie als Teich- oder sogar Wildfische in vielen Teilen der Welt ausgesetzt.

(3) Kongo - Bodenbuntbarsch
Lamprologus weneri Poll, 1959

Tropisches Afrika: Kongo-Fluß; Stanley Pool; substratgebundener Grundfisch; sogenannter Zwergcichlide;

♂ bis 12 cm Länge; ♀ etwa 1/3 kleiner;
O₂-bedürftig; mit Pflanzen haltbar;
Brustflossen kräftig, stehen besonders bei Jungfischen wie kurze Stummelbeinchen ab; die Fische stützen damit ihren Körper, auf Steinen und Wurzeln liegend, auf; ♂ mit schwachem Fettpolster auf der Stirn; ♂ und ♀ unterscheiden sich auch in einigen Farbmerkmalen, besonders zur Laichzeit;

Sozialstruktur: Jeder Fisch besitzt ständig ein Revier; ♂ polygam mit Großrevier; Haremsbildung; ♀ ♀ mit eigenen Kleinrevieren im Großrevier des ♂; Höhlenbrüter; Ausbaggern von Wohnhöhlen und Laichhöhlen mit Maul und Schwanz; ♀ wird vom ♂ in eine geeignete Laichhöhle eingewiesen; ♀ ♀ übernehmen unter dem Schutz des ♂ die Brutpflege.

Nahe verwandt ist *Lamprologus congolensis* mit ähnlichem Aussehen.

(4) Buckelkopfcichlide

Steatocranus casuarius Poll, 1939

Tropisches Afrika: Unterer und mittlerer Kongo;
Im Bereich der Stromschnellen; in Höhlen und Grotten ruhigerer Wasserzonen;

substratgebundener Grundfisch; $\approx$ 10 cm Länge.

Färbung fast einheitlich bräunlich bis grauoliv; gelegentlich dunkle Querstreifung; ♂ mit großem buckel- bis helmförmigen Fettpolster auf Stirn und Nacken; ♀ kleiner und mit niedrigerem Fettpolster; keine voll funktionsfähige Schwimmblase; die Fische "springen" von Stein zu Stein, von Versteck zu Versteck;

ständiger Besitz eines Reviers, minimal $\approx$ 25 cm im Umkreis;

Höhlenbrüter; mit Pflanzen haltbar; zur Laichzeit weniger.

Ausbaggern von Wohnhöhlen und Laichhöhle durch ♂ und ♀ ; Gelegebetreuung zuerst in der Höhle; später werden die Jungfische am Tage in Gruben vor der Höhle betreut.

(5) Quappenbuntbarsch

Teleogramma brichardi Poll., 1959

Tropisches Afrika: Kongo; besonders im Bereich der Stromschnellen bei Leopoldville;

Grundfisch; sogenannter Zwergcichlide;

≈ 12 cm Länge;

walzenförmiger Körper (= Anpassung an stark fließendes Wasser);

Seitenlinie ungeteilt bis zur Schwanzflosse;

keine funktionsfähige Schwimmblase;

Körper dunkel oliv bis schwärzlich; unter besonderen Bedingungen hell-dunkle Querriegelung;

♀ unterscheidet sich vom ♂ durch einen breiten weißen Saum in der Rückenflosse und im oberen Teil der Schwanzflosse, der beim ♂ viel schmaler ist;

bewohnt Höhlen und besitzt ständig ein Revier;

Höhlenbrüter; mit Pflanzen haltbar;

♀ bewacht die Eier;

Jungtiere erkämpfen sich bereits Reviere in der Umgebung von schützenden Steinen, werden aber noch bis zu einer Größe von 5 cm von den Erwachsenen geduldet.

(6) Buntbarsch

Cichlasoma spec.

Mehr als 50 Arten; nördliches Südamerika bis Mittelamerika;

hochrückige Formen; Körper seitlich zusammengedrückt; z. T. starke Bodenwühler;

typische Offenbrüter; Grubenbau zur Brutpflege;

beide Elterntiere pflegen und verteidigen die Brut;

kräftiges Lebendfutter bis Pflanzennahrung;

♂ und ♀ mehr oder minder gut zu unterscheiden;

bis ca. 30 cm Länge; in Gefangenschaft meist kleiner;

gegenüber tieferen Temperaturen z. T. verträglich
($\approx 15^{\circ} \text{C}$);
markante Farbwechsel.

(7) Segelflosser

Pterophyllum scalare (Lichtenstein, 1823)

Nördliches Südamerika: Im ganzen Stromgebiet des Amazonas und seiner Nebenflüsse; in stillen Buchten; zwischen hochstehenden Wasserpflanzenbeständen, aber auch in Felsklippengebieten mit schmalen Spalten als Versteckmöglichkeiten;

15 cm Länge, 26 cm Höhe; in Gefangenschaft meist kleiner;

10 - 12 Jahre Alter werden im Aquarium erreicht;

4 mattschwarze bis graue Querbinden;

viele geographische Rassen, die sich in Gestalt und Färbung unterscheiden;

außerhalb der Laichzeit in kleinen Schwärmen; dann auch vergesellschaftet mit anderen Arten; im Aquarium z. B. gut mit Symphysodon zusammen; friedlich; erwachsene Paare gründen eigene Reviere, die außerhalb der Laichzeit nur mäßig verteidigt werden, in dieser aber sehr energisch;

keine deutlichen Geschlechtsunterschiede außerhalb der Laichzeit.

Offenbrüter; ♂ und ♀ säubern ein breitblättriges Pflanzenblatt oder einen Stein, auf dem die Eier abgelegt werden;

Elternfamilie; Laich- und Jungenbetreuung von beiden Partnern (aber nur jeweils einer tut es meist, während der andere etwas anderes tut);

Farbwechsel nur durch heller oder dunkler erscheinende Flecken und Streifen;

Lebendfutter / Trockenfutter.

(8) Pfauenaugenbuntbarsch

Astronotus ocellatus (Cuvier, 1829)

Südamerika: In Seitenarmen und Buchten der Flüsse Amazonas, Parana, Paraguay und Negro;

über 30 cm Länge;

Färbung sehr variabel, je nach Stimmung, Alter und Herkunft (Rasse);

10 - 15 cm lange Jungtiere sind dunkelolivgrün bis schokoladenbraun mit meist schwarz gerahmten, unregelmäßigen Bänderzeichnungen an den Körperseiten, die elfenbein bis gelblich sind; im oberen Teil der Schwanzflosse ein runder, leuchtend rot eingefasster Pfauenaugenfleck;

Geschlechtsunterschiede schwer zu erkennen;

Allesfresser;

Verstecke unter Wurzeln und Steinen (= Höhlen);

grober Sand - Kiesgrund;

Offenbrüter: Laich in Gruben oder auf Steinen;

Speisefisch.

(9) Felsenkammbarsch

Crenicichla saxatilis (Linnaeus, 1758)

Südamerika: Von Trinidad über das ganze zentrale und östliche Amazonasgebiet bis Südbrasilien verbreitet;

≈ 35 cm Länge;

Unterschiedliche Färbung, je nach Herkunft und Alter; kein besonders ausgeprägter Farbwechsel;

Rücken- und Afterflosse spitz und lang ausgezogen beim ♂, beim ♀ meist abgerundet;

großes, tief gespaltenes Maul;

Raubfisch, der nach Art des heimischen Hechts versteckt auf Beute lauert, um diese, blitzschnell hervorstoßend, zu erfassen, mit dem Kopf voran zu verschlingen;

Beutetiere von fast eigener Größe;
in dichten Pflanzengruppen oder unter altem Wurzelwerk verborgen;
Jungtiere zusammen; ältere mehr einzeln;
Offenbrüter: Laich in flachen Gruben;
Brutpflege vorwiegend vom ♂;
Speisefisch.

(10) Pfauenaugenkammbarsch

Crenicichla lepidota Heckel, 1840

Südamerika: Vom Amazonasgebiet bis Nordargentinien;
≈ 20 cm Länge;
unterschiedliche Färbung;
Farbwechsel sehr ausgeprägt;
Speisefisch.

(Alle weiteren Merkmale wie unter (9) bei *Crenicichla saxatilis* angegeben).

3. Ergebnisse

I. Teil: Cichlidae

(1) Indischer Diamantbuntbarsch Etroplus suratensis (Bloch, 1790)

Gearbeitet wurde mit 3 - 11 cm langen Tieren. Sie lebten einzeln oder im Schwarm in Brackwasser bei ca. 10 ‰ Salzgehalt. Geschlechtsunterschiede oder -reife konnten nicht festgestellt werden.

a) Lokomotorische Aktivität

Der Fisch ist vorwiegend lichtaktiv, auch wenn er in der Dunkelphase nicht ganz zur Ruhe kommt. Abb. 3a,b zeigen deutlich den Unterschied zwischen hoher Tagaktivität und geringer Nachtaktivität. Die durchschnittliche Aktivität ist in den Lichtstunden hoch und sehr unregelmäßig verteilt, etwa von 5 - 25 %. Die Aktivität in der Dunkelzeit schwankt dagegen nur zwischen 1 - 10 % und stellt sich relativ gleichmäßiger dar. In der Jahresperiodik lassen sich unter den gleichbleibenden Versuchsbedingungen keine prinzipiellen Unterschiede in der Phasenlage feststellen. Der Unterschied zwischen Aktiv- und Ruhephase ist in den Herbst-Winter-Monaten (Abb. 4a,d) deutlicher ausgeprägt als in den Frühjahr-Sommer-Monaten (Abb. 4b,c). Wie Abb. 4c zeigt, kommen auch geringe Abweichungen vor, wenn man ein Tier einzeln oder in Gesellschaft hält.

Ausschlaggebend für eventuelle Fluktuationen sind allerdings neben der manchmal geringen Anzahl von Messungen vor allem individuelle Unterschiede. Dies gilt für alle Fischversuche.

Im Prinzip nähert sich das Aktivitätsmuster dem Bigeminustyp, also einer diphasischen Periodik. Haupt- und Nebenmaximum sind nicht ohne weiteres zu analysieren.

Versuche unter Dauerbedingungen wurden gemacht, um den endogenen Anteil der Aktivitätsperiodik dabei festzustellen bzw. Rhythmus und Phasenlage zu prüfen.

LL-Versuch (Abb. 5):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten Februarhälfte 1972 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht etwa der in Abb. 4a.

Nach dem LL-Beginn erhöht sich die Aktivitätsmenge in den ersten 2-3 Tagen erheblich, sinkt dann aber wieder und bleibt bis zum Schluß relativ gleich groß. Auch eine Rhythmik ist nach kurzer Anpassungszeit wieder zu erkennen. Die Aktivphase scheint von Tag zu Tag etwas vorverlegt, so daß die Periodenlänge verkürzt wird.

DD-Versuch (Abb. 6):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten Augushälfte 1971 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht ca. der des Solo-Tieres in Abb. 4c. Vom DD-Beginn bis zum Ende bleibt die Aktivitätsmenge etwa konstant. Eine Rhythmik ist vorhanden, doch läßt sich schwer eine gleichbleibende Phasenlage bzw. Phasenverschiebung erkennen. Nach wieder einsetzenden Normalbedingungen (LD) erhöht sich die Aktivitätsmenge beträchtlich, die Aktivitätsperiodik ist sofort der in Abb. 4d ähnlich

b) Atemfrequenz

Die Diagramme der Abb. 7a-d zeigen wie die Aktogramme deutlich die Lichtabhängigkeit in der Aktivität. Die Atemfrequenz ist während der Aktivphase relativ gleichmäßig hoch (100 - 130 Kiemenschläge/Min.). Eine diphasische Hellaktivität spiegelt sich hier nicht wieder. Nach Eintritt der Dunkelheit sinkt die Frequenz rapide ab und ist während der intensivsten Ruheperiode, in den Stunden nach Mitternacht, ebenso gleichmäßig (55 - 70 Kiemenschläge/Min.). Die Frequenzerhöhung beginnt zum Morgen noch vor Eintritt der Dämmerung und erreicht um 11.00 h einen ersten Höchstwert. Nach einem kurzen Absinken um die Mittagszeit steigen die Werte in den Nachmittagsstunden noch einmal geringfügig an.

Im Vergleich zur Ruhephase ist die Atemfrequenz in der Aktivphase um 100 % erhöht. Innerhalb der Jahresperiodik lassen sich keine prinzipiellen Unterschiede erkennen.

c) Verhalten

Tags: In allen Wasserschichten aktiv. Die Tiere sind im Schwarm zusammen, der Einzelne richtet sich nach der Mehrheit. Es ist regelmäßig zu beobachten, daß Fische gähnen. Futtersuche und -aufnahme. Nach der Fütterung ist die Schwimmaktivität geringer, die Atemfrequenz erhöht. Bei Temperaturerniedrigung des Wassers sinken lokomotorische Aktivität und Atemfrequenz. Abb. 8 zeigt *Etroplus suratensis*. Nachts: Ruhe in der Dunkelfase, abgestuft. Der Schwarmverband ist aufgelöst. Die Tiere stehen separat voneinander oder zu 2-3 Stück ruhig frei im Wasser, substratorientiert oder aufgestützt auf dem Boden. Keine Thigmotaxis. Keine festen Ruheplätze. Am Boden sind die Pectoralen angelegt, die Dorsale gesenkt. Lichtreaktion nach unten zum Boden, bei Lichteinfall von oben, wenn frei im Wasser stehend; z. T. kaum Reaktion bei Bodenlage; keine Schreckreaktion. Keine markanten Farbunterschiede; nur dunklerer Grundton, wie bei Erschrecken am Tage. Je nach Ruheintensität (Zeit) mehr oder minder reaktionsbereit und bei längerer voller Belichtung Übergang zum Tagverhalten mit schnell ansteigender Atemfrequenz und Schwarmbildung. Keine Unterschiede im Jahreszyklus. Mit zunehmendem Alter verhalten sich die Fische etwas individueller.

Zusammenfassung

- 1) Beim Indischen Diamantbuntbarsch (*Etroplus suratensis*) wurden die lokomotorische Aktivität und die Atemfrequenz gemessen, das Ruheverhalten beobachtet.
- 2) Eine Periodik der lokomotorischen Aktivität ist zu erkennen. Der Fisch ist lichtaktiv, der Aktivitätsrhythmus diphasisch (Bigeminustyp). Bei gleichbleibenden Versuchsbedingungen gibt es innerhalb der Jahresperiodik keine we-

sentlichen Unterschiede.

3) Unter Dauerlichtbedingungen wird nach einer Anpassungszeit ein neuer Rhythmus aufgebaut. Eine Phasenverschiebung ist zu beobachten. Bei Rückkehr zum normalen Hell-Dunkel-Wechsel (12:12) spielt sich die alte Aktivitätsperiodik schnell wieder ein.

4) Die Atemfrequenzmessungen bestätigen im wesentlichen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Hellaktivität spiegelt sich hierbei allerdings nicht wieder. Der Frequenzunterschied zwischen Ruhe- und Aktivitätsphase beträgt 100 %.

5) Die Ruheperiode liegt in der Dunkelzeit. Der Schwarmverband wird aufgelöst. Die Fische ruhen am Boden aufgestützt. Keine markanten Farbwechsel.

Abb.3: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Etropus

6,5-cm-Tier (+ sieben 3-cm-Tiere)

- a) Hohe Tagaktivität
(11.3.71/18.30-19.30 h)
- b) Geringe Nachtaktivität
(12.3.71/01.30-02.30 h)

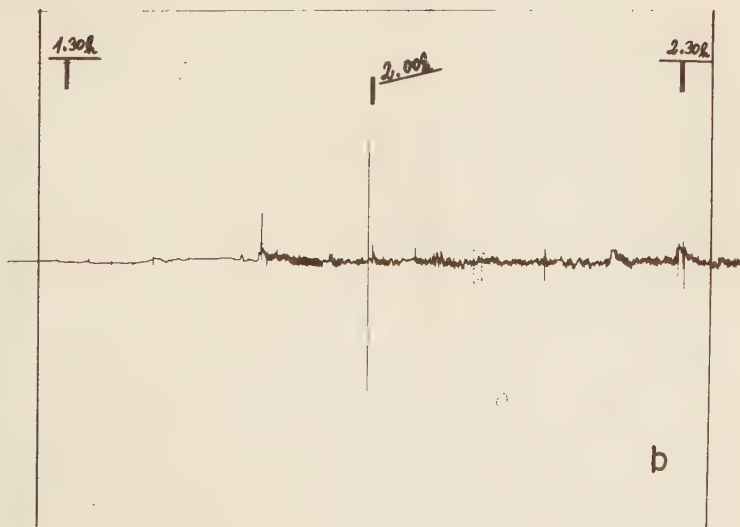
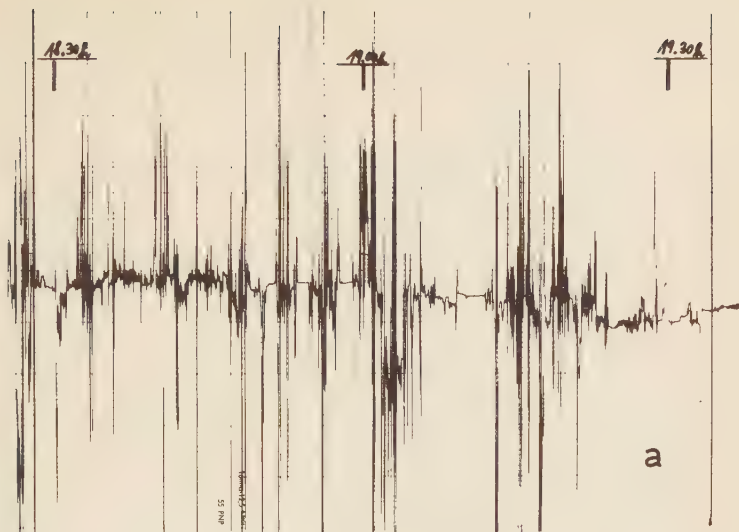


Abb.4: Lokomotorische Aktivität von Etroplus

- a) 12.71 - 2.72, n = 9, 11-cm-Tier, solo
- b) 3.71 - 5.71, n = 9, 6,5-cm-Tier, solo
- c) 6.71 - 8.71,  n = 5, 11-cm-Tier, solo
- d) 9.71 - 11.71, n = 3, 4-cm-Tier (+ 3 gleich große Exemplare)
 n = 6, 11-cm-Tier, solo

Der schwarze Balken über den Diagrammen stellt jeweils die Abenddämmerung, Dunkelfphase und Morgendämmerung dar

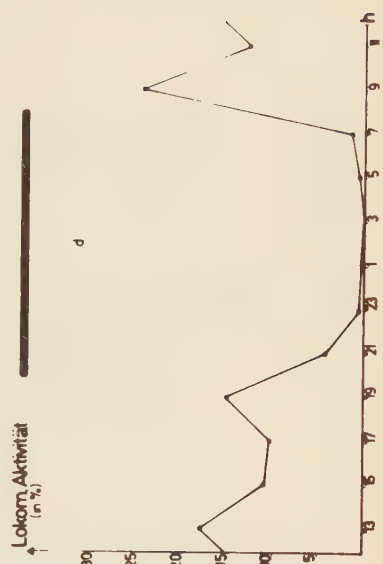
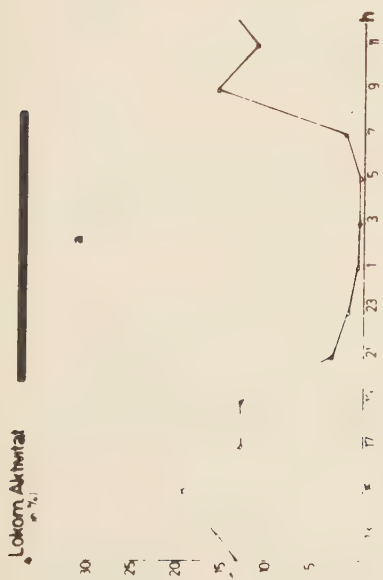
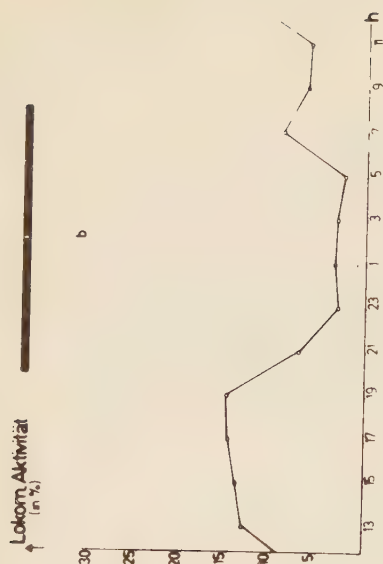


Abb.5: Lokomotorische Aktivität von
Etroplus im Dauerhell (LL)

11-cm-Tier (+ vier 4-cm-Tiere)

$\frac{LD}{x2}$ = Durchschnittliche Aktivitäts-
verteilung in der ersten
Februarhälfte 1972 unter
normalen Licht-Dunkel-Bee-
dingungen (12:12)

LL-Beginn: 16.2./20.00 h

LL-Ende: 4.3./02.00 h

Die relativen Aktivitätsmengen sind
übereinander aufgetragen

● = bis 10 %

— = 100 %

Die leeren Stellen sind Zeiten ohne
Aktivitätsaufzeichnung

1 3 5 7 9 11 13 15 17 19 21 23 h

. . . - - - - - $\left. \begin{array}{l} \text{LD} \\ \text{x2.} \end{array} \right\}$

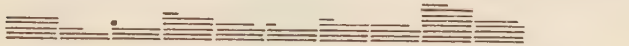
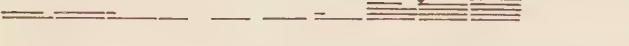
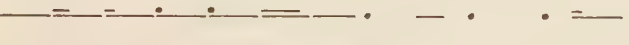
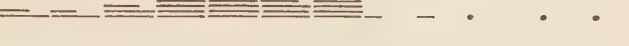
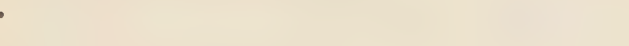
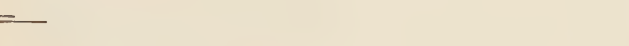
16 $\frac{1}{2}$.
 17. 
 18. 
 19.
 20.
 21. 
 22. 
 23.
 24.
 25. 
 26. 
 27.
 28.
 29 $\frac{1}{2}$. 
 1 $\frac{1}{3}$. 
 2. 
 3.
 4 $\frac{1}{3}$. 

Abb.6: Lokomotorische Aktivität von
Etroplus im Dauerdunkel (DD)

11-cm-Tier (+ sechs 4-cm-Tiere)

$\frac{LD}{\bar{x}8.}$ = Durchschnittliche Aktivitäts-
verteilung in der ersten August-
hälfte 1971 unter normalen
Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12)

DD-Beginn: 19.8./10.00 h

DD-Ende: 7.9./08.00 h

LD = wieder normale Licht-Dunkel-
Bedingungen (12:12) ab 7.9./08.00 h

Die relativen Aktivitätsmengen sind
übereinander aufgetragen

• = bis 10 %
— = 100 %

Die leeren Stellen sind Zeiten ohne
Aktivitätsaufzeichnung

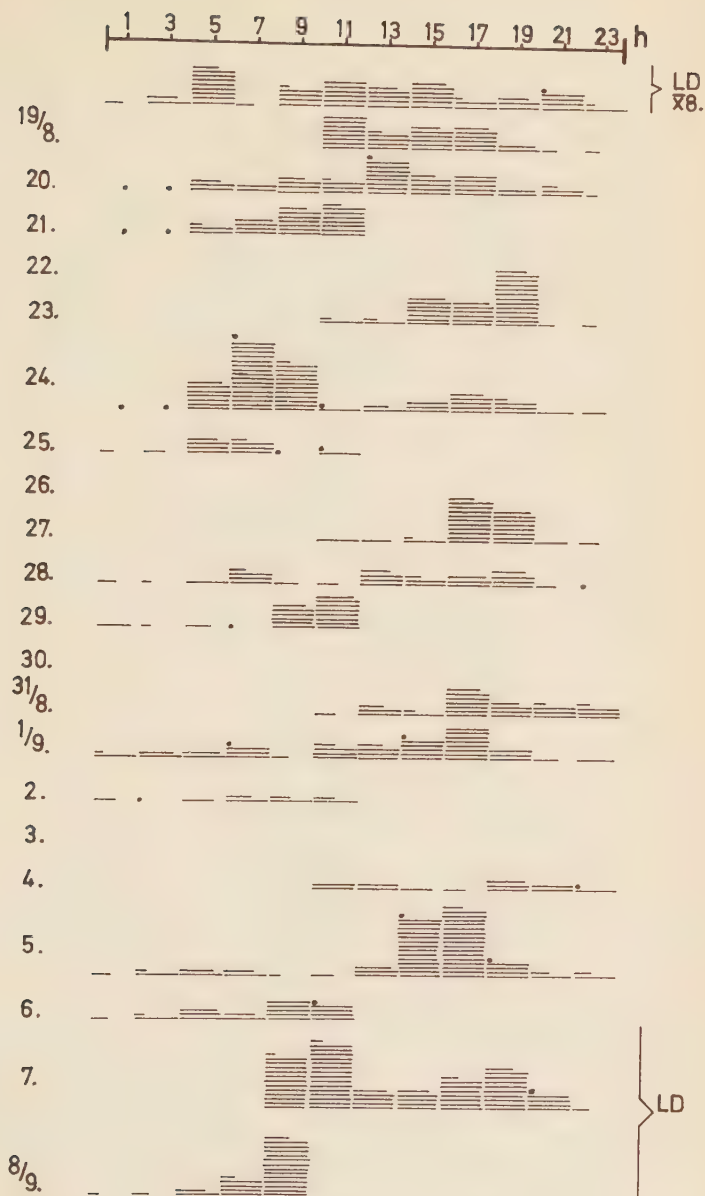


Abb. 7: Atemfrequenz von Etroplus

- a) 11.70 - 1.71
- b) 2.71 - 4.71
- c) 5.71 - 7.71
- d) 8.71 - 10.71

Jeweils Mittelwerte von 7 Jungtieren, 3-4 cm lang
n = 40

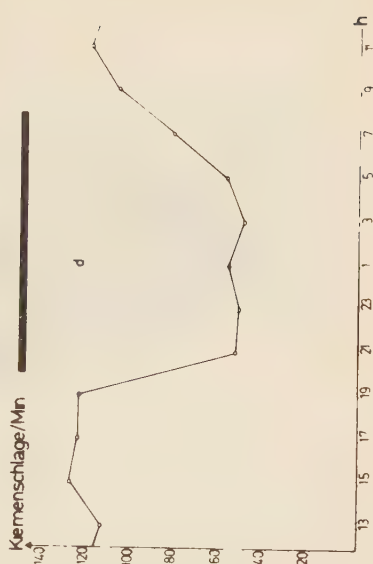
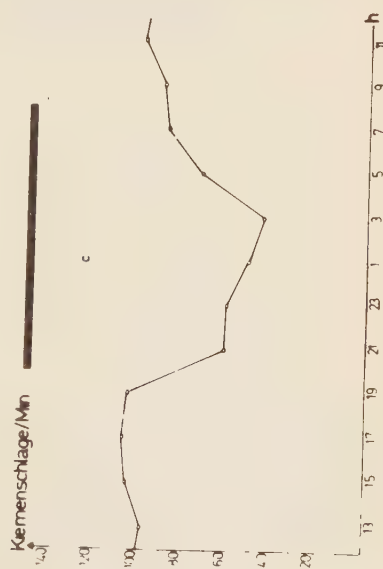
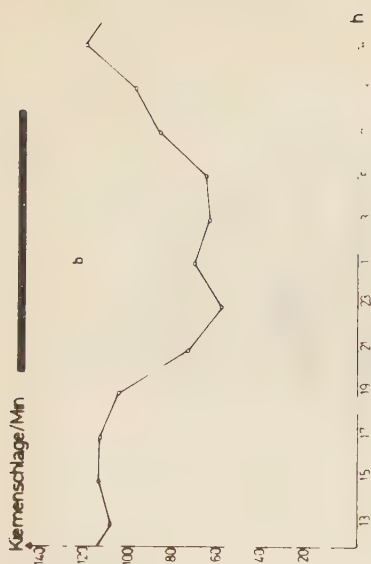
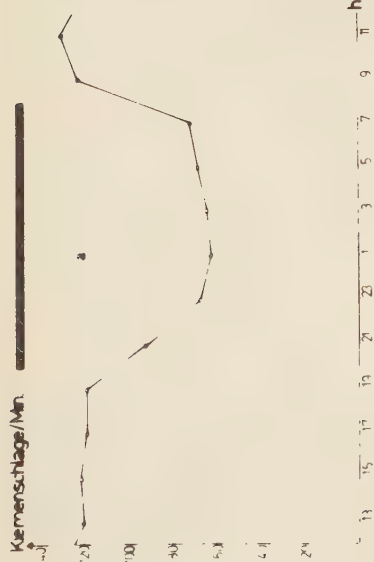




Abb.8: Indischer Diamantbuntbarsch
Etroplus suratensis (Bloch, 1790)

(2) Maria - Buntbarsch

Tilapia mariae Boulenger, 1899

Bedingt durch eine große Auswahl an Fischen war es bei dieser Buntbarschart möglich, Versuche und Messungen verschiedenster Art anzustellen. Die lokomotorische Aktivität wurde bei geschlechtsreifen ♀♀ über einen vollen Jahreszyklus registriert, ebenso während einer Laichperiode und einer Gelegebetreuung. Atemfrequenzmessungen erfolgten mit Jungtieren bei bestimmten Rangordnungen über ein ganzes Jahr hinweg und bei einer Gelegebetreuung. Junge und geschlechtsreife Tiere verwendete ich für die Verhaltensbeobachtungen.

a) Locomotorische Aktivität

Wie die vier Aktogramme innerhalb des Jahreszyklus zeigen, sind die Fische zwar vorwiegend in den Lichtstunden aktiver als in der Dunkelzeit, doch ist der Unterschied nicht so markant wie bei den meisten anderen untersuchten suprademersen Cichliden (Abb. 9a-d). Tabelle 1 gibt die Relation von Hell- und Dunkelaktivität zu den verschiedenen Jahreszeiten wieder.

Tabelle 1

Zeit	Hellaktivität (in %)	Dunkelaktivität (in %)
Dez. / Febr.	52	48
März / Mai	68	32
Juni / August	61	39
Sept. / Nov.	64	36

Aktivitätsverminderung und -anstieg erfolgten gleitend. Bei der Beurteilung des Kurvenverlaufs muß zusätzlich berücksichtigt werden, daß trotz der künstlichen Dämmerungsphasen diese Buntbarschart sehr empfindlich auf den im Grunde groben doppelt rechteckförmigen Beleuchtungszyklus anspricht.

Das ist sehr deutlich in den Abb. 10a-b zu sehen. Nach dem Übergang von der Abenddämmerung zur Nachtdunkelheit um 20.00 h zeigt sich zuerst ein ganz offensichtlicher "Lichtaus-Effekt" mit erhöhter Aktivität, etwa eine halbe Stunde lang; dann erst sinkt sie allmählich wieder. Am Morgen ist in umgekehrter Folge ein "Lichtan-Effekt" zu beobachten. Beim Übergang von der Nachtdunkelheit zur morgentlichen Dämmerungsphase sinkt die Aktivität zuerst für wiederum etwa eine halbe Stunde unter die Werte der letzten 30 Minuten vor Dämmerungsbeginn, um dann bei voller Tagesbeleuchtung ab 8.30 h erst langsam anzusteigen.

Bei der praktizierten Summierung zu Zweistundenwerten haben diese Erscheinungen durchaus Einfluß auf die Kurvengestalt. Obwohl die Aktivität in der Hellperiode unregelmäßig verteilt ist - die Nachtwerte sind relativ einheitlicher -, wird eine deutliche mono- oder polyphasische Rhythmik nicht erkennbar.

Biologische Veränderungen im Organismus, z. B. physiologischer Art, ziehen meistens auch äußerlich erkennbare Veränderungen im Verhaltensmuster nach sich. Deutlich meßbar sind beispielsweise Musteränderungen der lokomotorischen Aktivität innerhalb der 24-Stunden-Periodik. Abb. 11a-g zeigen vergleichend eine Folge von 7 Aktivitätsmustern eines einzeln gehaltenen ♀ vor, während und nach einer Laichperiode unter normalen LD-Bedingungen:

Abb. 11

- a: Die mittleren Novemberwerte folgen annähernd der Verteilung in Abb. 9d mit einheitlich verminderter Nachtaktivität.
- b: 1-2 Tage vor dem Anlegen von Gruben zur Betreuung der Jungen ist das Aktivitätsmuster völlig verändert. Aktiv- und Ruhephase sind nicht zu unterscheiden.
- c-d: In zwei weiteren Phasen während des Grubenbauens, 2-3 und 1-2 Tage vor Eiablage, ändern sich die Muster wiederum. Beide weichen entschieden von der Normalverteilung ab. In Abb. 11c ist eine

tiefe Ruhephase zu erkennen. Die Werte liegen pro Zeiteinheit unter 5 %. Die Länge dieser Phase entspricht etwa der intensivsten Ruhezeit während der Nacht bei normalem Kurvenverlauf. Die Phase ist deutlich verschoben und liegt zwischen 17.00 und 23.00 h gleichwohl teils in der Hell-, teils in der Dunkelzeit. Abb. 11d zeigt erneut fast ausschließlich Aktivität bei relativ wenig unterschiedlichen Werten. Eine eigentliche Ruheperiode ist nicht vorhanden.

e-g: Nach der Eiablage folgt das nächste Aktogramm am 2. Tag der Gelegebetreuung. Die Normalverteilung von Ruhe und Aktivität ist bereits wieder deutlich. Unmittelbar nach der Gelegebetreuung, nachdem alle Eier abgefallen sind, gibt es keine neue Aktivitätsverteilung oder Phasenverschiebung. Höhere Tagaktivität wechselt mit verminderter Nachtaktivität. Ein abendliches Hauptmaximum und ein morgendliches Nebenmaximum sind hier zu erkennen. Die mittlere Verteilung im Dezember dann kommt der Vierteljahreszusammenfassung in Abb. 9a sehr nahe.

Näher analysiert wird die lokomotorische Aktivität unmittelbar nach der Eiablage während der Gelegebetreuung in Abb. 12a-c. Die Normalverteilung im Dezember (Abb. 12a) zeigt den typischen Kurvenverlauf mit nicht sehr markanten Unterschieden zwischen höherer Tagaktivität und geringerer Nachtaktivität. Die Hellaktivität ist ohne besonders differenzierte Phasen. Maximalwerte liegen zwischen 10 und 15 % pro Zeiteinheit. Nachts werden Werte knapp unter 5 % erreicht. Die Verhältnisse am 1. Tag der Gelegebetreuung nach der Eiablage gibt Abb. 12b wieder. Die Aktivitätsmenge ist um 45 % gestiegen, was vor allem der Hellphase zuzuordnen ist. Hier steigen die Spitzenwerte über 15 % pro Zeiteinheit. Nachts ändert sich fast nichts. Die Werte liegen weiterhin bis unter 5 %. Das Aktivitätsmuster ist nicht signi-

fikant verschieden von dem normalen Durchschnittsbild im Dezember. Am 2. Tag der Gelegebetreuung ist die Aktivitätsmenge sogar um 127 % gestiegen, wiederum hauptsächlich auf Kosten der Tagaktivität. Jetzt gibt es hier Höchstwerte bis fast zu 20 % pro Zeiteinheit. Nachts ist die Aktivitätsmenge wieder nur minimal erhöht. Die Einzelwerte bewegen sich weiterhin bei 5 %. Das Aktivitätsmuster verändert sich nicht entscheidend. Ein Haupt- und ein Nebenmaximum werden erkennbar. Dies bestätigt die Ergebnisse, die in Abb. 11e-f wiedergegeben wurden.

Danach entspricht das Aktivitätsmuster während der Gelegebetreuung durchaus der Normalverteilung von lokomotorischer Tag- und Nachtaktivität. Nur die Aktivitätsmenge wird von Tag zu Tag erhöht, besonders in den Lichtstunden. Bei Nacht ergeben sich keine wesentlichen Veränderungen.

b) Atemfrequenz

Abb. 13a-d geben die Ergebnisse aus den Atemfrequenzmessungen wieder. Die Werte am Tage liegen stets höher als die in der Nacht, im Mittel etwa zwischen 60 % und 80 %, je nach Rangordnung des Fisches. Bei dominierenden Tieren ist die Differenz geringer als bei den unterlegenen. Nach der abendlichen Dämmerung und Eintritt der Dunkelheit sinkt die Frequenz in der Regel ziemlich schnell und erreicht in der 3. bis 5. Morgenstunde die niedrigsten Werte. Noch vor dem Ende der Dunkelzeit und während der Dämmerungsphase am Morgen steigen die Werte schnell wieder an. In der Hellphase deutet sich ein mehr oder minder ausgeprägtes Hauptmaximum gegen Abend ($\approx$ 19.00 h) an; ein Nebenmaximum gegen 11.00 h am Vormittag ist weniger deutlich. Bei gleichbleibenden abiotischen Faktoren innerhalb eines ganzen Jahres sieht man keine wesentlichen Änderungen im Kurvenverlauf. Die auftretenden Frequenzdifferenzen zwischen den einzelnen Tieren, besonders in den Lichtstunden, beruhen auf Rangunterschieden. So läßt sich in der Regel unmittelbar aus der Frequenzhöhe die Stellung des Tieres innerhalb der Gruppe im Aquarium ablesen. Rangniedere Fische haben durch Flucht, Fluchtbereit-

schaft, Angst und Verfolgung, erhöhte Wachsamkeit und Reizschwellen im Gegensatz zu über ihnen stehenden Tieren eine höhere Atemfrequenz. In der Hellphase wird dies ganz deutlich. Mit eintretender Abenddämmerung und der Dunkelheit verringern sich die Frequenzunterschiede zusehends, um sich bei intensivster Ruhezeit - zwischen 21.00 und 5.00 h - nahezu aufzuheben. Erst in der zweiten Nachthälfte zum Ende der Dunkelzeit hin und während der Morgendämmerung differenzieren sich die Atemfrequenzwerte wieder ganz erheblich. Absolute und relative Atemfrequenzwerte werden auch geprägt von der Anzahl der Fische auf gleichem Raum, dem Sättigungsgrad - unter anderem abzulesen in der Aggressionsbereitschaft - und natürlich biologischen Veränderungen.

Eine solche biologische Veränderung mit ihren Auswirkungen auf die Atemfrequenz zeigt Abb. 14.

Bei der Gelegebetreuung - hier gemittelt über 2 Tage - steigen die Tagwerte gegenüber den Mittelwerten im Juli/August 1970 (Abb. 13c) zur gleichen Zeit bei Tier No. 1 erheblich an, etwa zwischen 20 und 40 %. Erstaunlicherweise gehen die Nachtwerte annähernd auf eine normale Frequenzverteilung zurück. Offenbar scheint das optisch sichtbare Ei Gelege mitentscheidend auslösend zu sein für die intensive Betreuung. Während der Dunkelheit - besonders der intensivsten Ruhezeit - sind die Frequenzwerte bei Normalverhalten und Gelegebetreuung fast identisch. Die entsprechenden Ergebnisse aus den Messungen der lokomotorischen Aktivität werden hier also mit einer anderen Methode bestätigt.

c) Verhalten

Tags: Die Fische stehen getrennt, ruhig und gedeckt in ihren Revieren, schwimmen aktiv in diesen umher, kontrollieren sie, fressen, suchen Futter und gähnen. Die Bereitschaft zur Reizaufnahme ist groß, die Atemtiefe je nach Tätigkeit und Reizsituation unterschiedlich, ebenso die Färbung. Bei gemeinschaftlicher Fütterung geht Revierverteidigung bzw.

Behauptung der Rangstellung vor Futteraufnahme; d. h. der ranghöhere Fisch attackiert zuerst seinen ebenfalls zum Futter strebenden Artgenossen ehe er Nahrung aufnimmt. Neben dem freien Schwimmen sind beim Stehen am Platz vor allem die Bewegungsintensität der Brustflossen und die der Augen ein Maß für die allgemeine Aktivität.

Kurzzeitige Temperaturerhöhung auf 30° C bewirkt starke Unruhe und quergestreifte Färbung, wie sie u. a. bei Erschrecken, Angst, Unterlegenheit und intensiver Ruhe gezeigt wird.

Während der Laichperiode und der Gelegebetreuung erhöht sich die Aggressivität. Gruben ausheben, Fächeln am Gelege, Aussortieren und Säubern von Eiern sind jetzt hinzukommende Verhaltensweisen. Abb. 15a-b zeigen *Tilapia mariae*.

Nachts: Die Ruheperiode fällt in die Dunkelzeit, wenn auch die lokomotorische Aktivität nur eingeschränkt ist. Die Ruheintensität während der Dunkelphase ist abgestuft. Etwa 1 Stunde nach dem Beginn der Dunkelheit werden Ruheplätze eingenommen. Zuerst stehen die Barsche frei und ruhig unmittelbar über dem Boden, z. T. schon in Deckung, noch mit Pectoralbewegungen. Belichtet man jetzt kurz, so reagieren die Fische noch schnell mit Revierverteidigung und fangen auch an zu weiden. Zu fortgeschrittener Stunde, besonders in der Zeit nach Mitternacht, gibt es keine Platzkonkurrenz mehr. Alle Tiere sind zwischen Pflanzen, unter Wurzeln oder in Gesteinsunterschlupfen verborgen, aufgestützt und z. T. seitlich angelehnt. Die Flossen sind angelegt, ohne Bewegungen. Je stärker das Tier am Tage ist, desto freier kann es nachts stehen, z. T. überhaupt nicht verborgen, nur am Boden aufgestützt. Normalerweise ist eine quergestreifte Färbung bei allen Tieren in der Ruhe zu beobachten, eine blassere bei den Unterlegeneren. Die Atmung ist regelmäßig, flach und reduziert. Je nach Ruheintensität sind die Reaktionen auf nächtliche Belichtung von oben mehr oder minder intensiv, ebenso ein evtl. Übergang zum Tagverhalten bei längerer Lichtgabe: Die Flossen werden abgespreizt, die Augen intensiv bewegt; frei im Wasser stehende Fische drücken sich auf

den Boden, ein in unmittelbare Nähe kommender Artgenosse wird verhalten attackiert (= Wasserschwall → Kopf/Schwanz - Schwanz/Kopf), egal welche Rangordnung die beiden Fische tagsüber einnehmen.

Bei fester Ruhe erfolgt keinerlei Reaktion auf Belichtungen, die Tiere bleiben am Platz. Feste Ruheplätze gibt es meist nicht; innerhalb des Reviers werden geeignete Plätze mehr oder minder oft bevorzugt. Die Revierverteidigung erlischt nach Eintritt der Dunkelheit langsam. Sind z. B. nur 2 Tiere auf demselben Raum zum selben Zeitpunkt im Vergleich zu etwa 4 - 5 Tieren, so sind Aggressionsbereitschaft und Territorialverteidigung sehr abgeschwächt.

Auf plötzliche Belichtung hin erfolgt keine Schreckreaktion. In der nicht intensiven Ruhephase wird Futter aufgenommen.

Während der Gelegebetreuung durch das ♀ lassen sich bei nächtlicher kurzer Belichtung folgende Beobachtung machen: Das Tier steht frei im Wasser beim Gelege und fächelt dort oder ist im Schutze von Pflanzenblättern, abseits vom Gelege. Eine Bodenlage wird nicht eingenommen. Bei der Färbung gibt es Varianten zwischen Tag- und Nachtkleid. Bei Belichtung geht das ♀ zu Boden, wird dann aber schnell aktiv, säubert das Gelege mit dem Maul und reagiert spontan auf Erschütterungs- und taktile Reize.

Zusammenfassung

1) Der Maria-Buntbarsch (*Tilapia mariae*) ist lokomotorisch vorwiegend tagaktiv, doch ist der Unterschied zur Nacht nicht so markant wie bei anderen suprademersen Cichliden. Das Verhältnis beträgt im Jahresdurchschnitt 61 % Hellaktivität zu 39 % Dunkelaktivität.

Ein "Lichtan-Effekt" mit zuerst verminderter Aktivität und ein "Lichtaus-Effekt" mit zuerst erhöhter Aktivität sind zu beobachten.

Eine deutliche mono- oder polyphasische Rhythmik wird nicht erkennbar.

Biologische Veränderungen können deutliche Veränderungen im Aktivitätsmuster und in der Aktivitätsmenge nach sich ziehen, wie z. B. während der Laichperiode oder speziell der Gelegebetreuung.

2) Die Ergebnisse aus den Messungen der Atemfrequenz bestätigen die vorwiegende Hellaktivität, machen sie sogar noch deutlicher, indem durch ein abendliches Hauptmaximum und ein morgendliches Nebenmaximum diphasisch geprägte Aktivitäten in der Lichtzeit zu erkennen sind. Gegenüber der Nacht sind die Frequenzwerte des Tages um 60 % bis 80 % erhöht. Wichtig ist dabei die Rangordnung des Tieres; ranghöhere Tiere innerhalb der Gruppe haben am Tage stets eine niedrigere Atemfrequenz; während der intensivsten Nachtruhe sind die Frequenzunterschiede nahezu aufgehoben.

Eine biologische Veränderung, hier z. B. eine Gelegebetreuung durch das einzelne ♀, verändert den Kurvenverlauf im Prinzip nicht, nur sind die Tagwerte zwischen 20 % und 40 % erhöht; die Nachtwerte bewegen sich im Bereich einer normalen Frequenzverteilung.

3) Die Ruheperiode fällt in die Dunkelzeit. Bei intensiver Ruhe stützen sich die Tiere auf und lehnen sich an Bodenstrukturen. Rangniedere Fische beziehen die für sie sichersten Verstecke; dominierende Exemplare ruhen z. T. sehr viel freier.

Eine quergestreifte Färbung ist für alle Tiere charakteristisch. Die Revierverteidigung erlischt nahezu.

Während der Gelegebetreuung steht das ♀ nur frei und ruhig im Wasser, das Gelege zeitweise befächelnd; eine Bodenlage wird nicht eingenommen.

4) Im Jahreszyklus werden unter gleichbleibenden abiotischen Bedingungen keine Resultatunterschiede sichtbar. Individuelle Differenzen, besonders der Rangordnung, und biologische Veränderungen innerhalb des Individuums und der Gruppe prägen im einzelnen Abweichungen von normalen Frequenzverteilungen, Kurvenverläufen und Verhaltensmustern.

Abb. 9: lokomotorische Aktivität von Tilapia

8-9 cm lange, geschlechtsreife ♀♀, solo

- a) 12.71 - 2.72, n = 6
- b) 3.71 - 5.71, n = 6
- c) 6.71 - 8.71, n = 9
- d) 9.71 - 11.71, n = 6

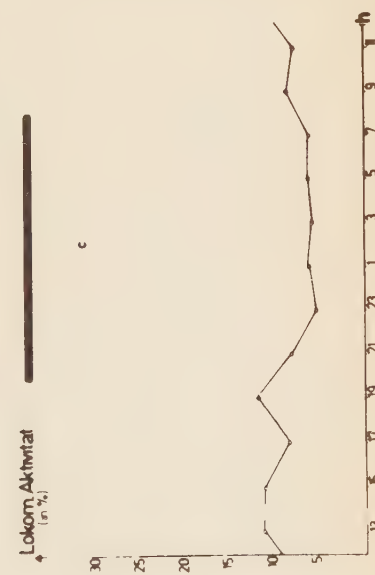
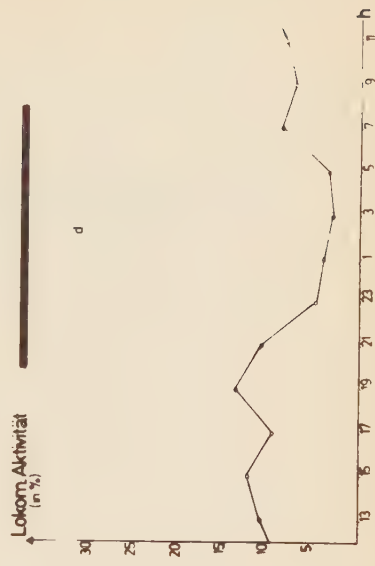
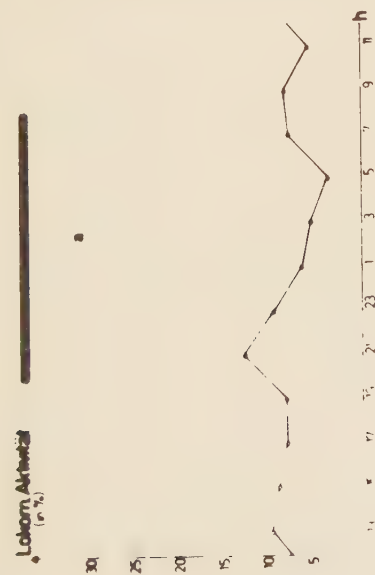
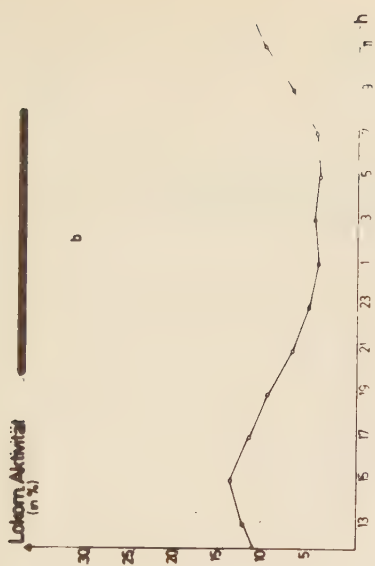


Abb.10: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Tilapia

8-cm-♀, geschlechtsreif und solo

- a) "Lichtaus-Effekt"
(4.2.72/19.30-20.30 h)
- b) "Lichtan-Effekt"
(5.2.72/07.30-08.30 h)

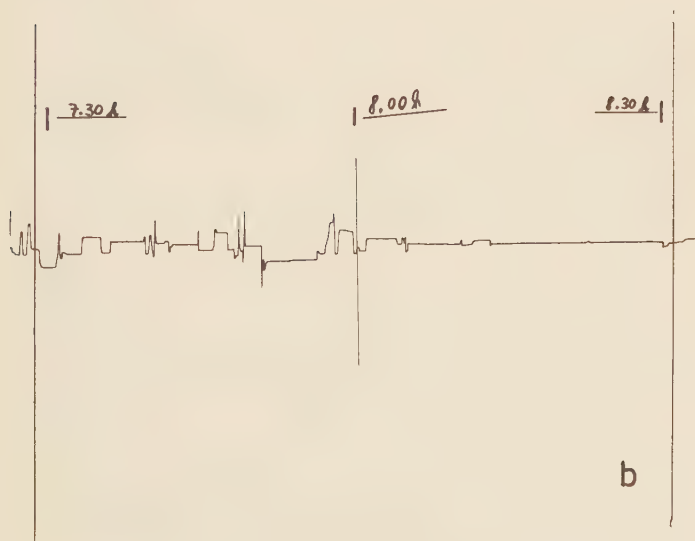
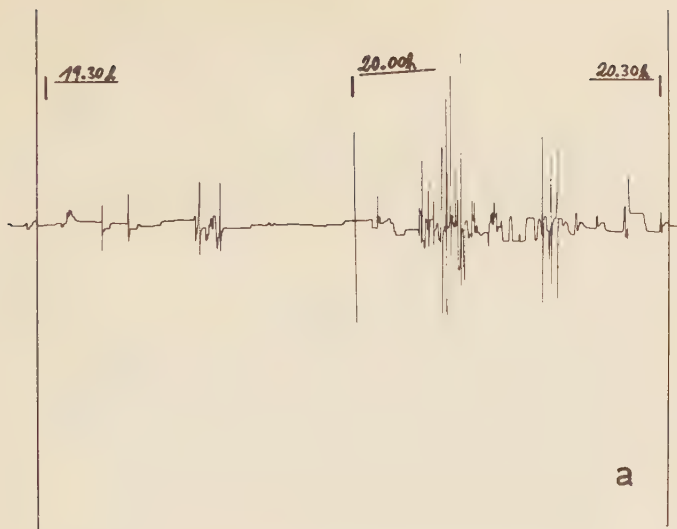


Abb.11: Lokomotorische Aktivität von Tilapia
(Aufzeichnungen während einer Laich-
periode; 7-cm-♀, solo; die Eier wurden
nicht befruchtet)

- a) $\bar{x}$ November 1970, n = 3
- b) 1-2 Tage vor dem Grubenbau
- c) Grubenbau (2-3 Tage vor der Eiablage)
- d) Grubenbau (1-2 Tage vor der Eiablage)
- e) 2. Tag der Gelegebetreuung
- f) Unmittelbar nach der Gelegebetreuung,
nachdem alle Eier abgefallen sind
- g) $\bar{x}$ Dezember 1970, n = 3

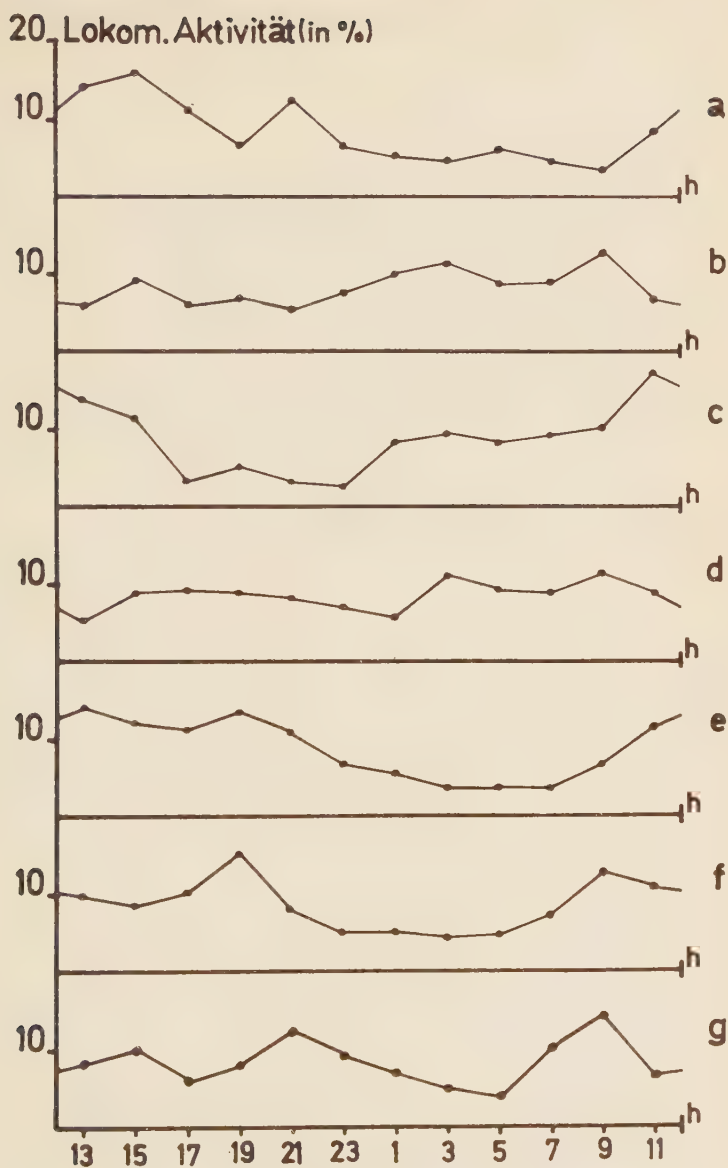


Abb.12: Lokomotorische Aktivität von Tilapia
(Aufzeichnungen während einer Gelege-
betreuung; 8-cm-♀, solo; die Eier
wurden nicht befruchtet und fielen
am 3. Tage ab)

- a) $\bar{x}$ Dezember 1971, $n = 3$
(Aktivitätsmenge=100 %)
- b) 1.Tag der Gelegebetreuung
(Aktivitätsmenge= + 45 %)
- c) 2.Tag der Gelegebetreuung
(Aktivitätsmenge= + 127 %)

Lokom. Aktivität (in %)

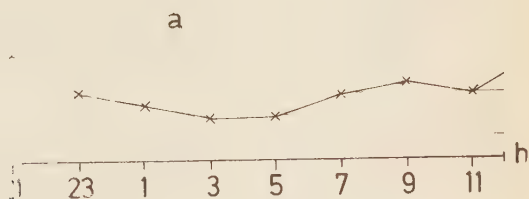
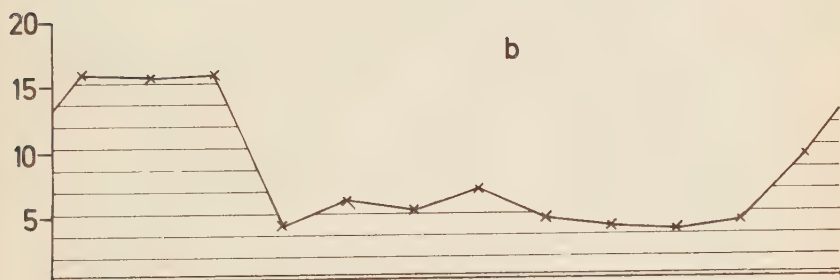
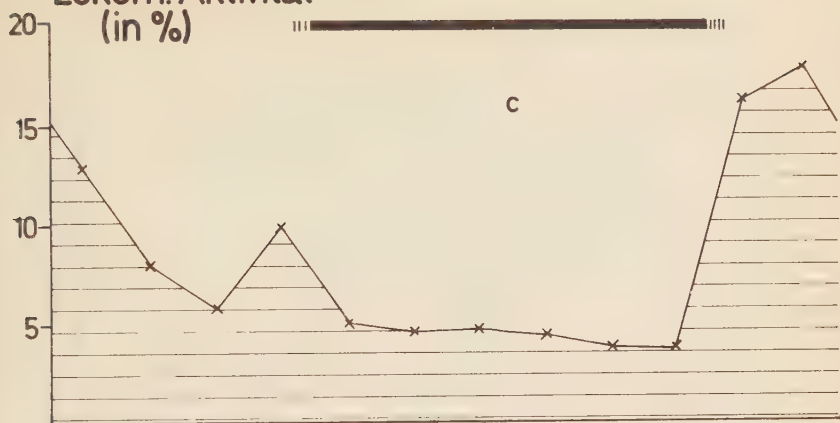


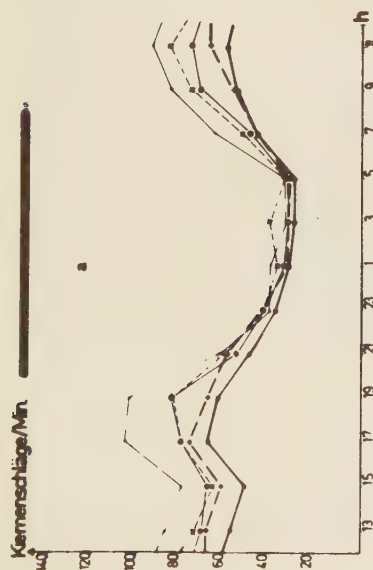
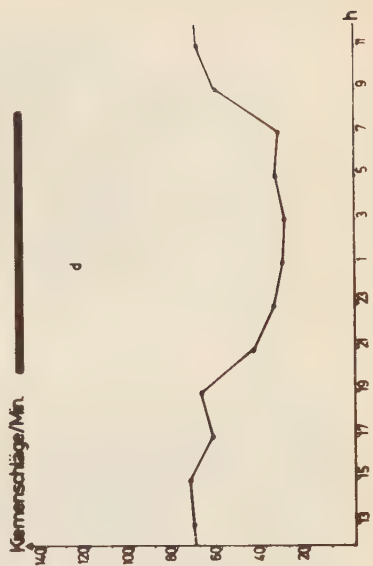
Abb. 13: Atemfrequenz von Tilapia

- a) 1.70 - 2.70, Tiere No. 1 - 5
- b) 4.70 - 5.70, Tiere No. 1, 3, 4, 5
- c) 7.70 - 8.70, Tiere No. 1 und 4
- d) 10.70 - 11.70, Tier No. 1

jeweils n = 20

Juvenile ♀ mit der Rangordnung 1 - 5 in einem Becken:

	Tier No. 1
○ —————	" 2
+ - - - +	" 3
● —————	" 4
x - - - x	" 5
● —————	



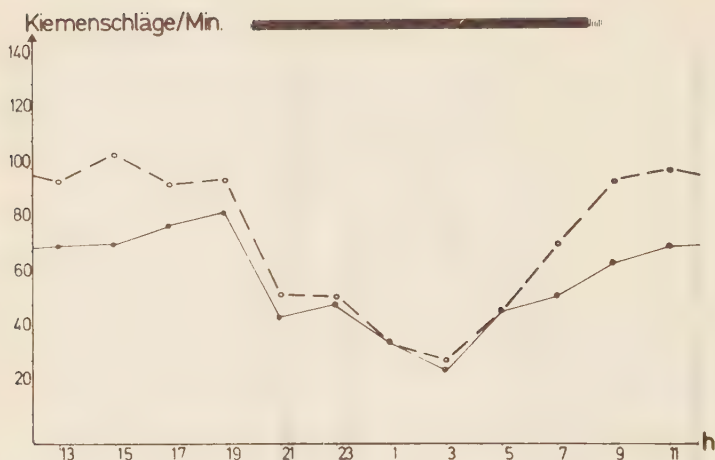


Abb.14: Atemfrequenz von Tilapia
bei einer Gelegebetreuung

geschlechtsreifes ♀, solo, n = 10

Die Eier klebten an einer Blatt-
unterseite, waren nicht befruchtet
und fielen nach 3 Tagen ab

● — ● 7.70 - 8.70
(wie Abb.13c, Tier No.1)
○ — ○ 20.-21.8.1970

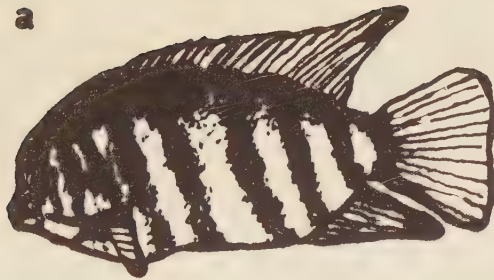


Abb.15: Maria - Buntbarsch
Tilapia mariae Boulenger, 1899

- a) Kontrastierte Querstreifung eines
nachts am Boden ruhenden ♀
- b) ♂ am Tage mit den ausgeprägten
Seitenflecken

(3) Kongo - Bodenbuntbarsch

Lamprologus weneri Poll, 1959

Für die Untersuchungen standen 4 - 7 cm lange Tiere zur Verfügung. Als Revierbesitzer wurden sie einzeln oder höchstens zu zweit in den Versuchsbecken gehalten. Bei diesen Jungtieren wurden keine Geschlechts- und Altersunterschiede bestimmt. Die Ergebnisse resultieren aus Messungen und Beobachtungen über einen vollen Jahreszyklus.

a) Lokomotorische Aktivität

Aus den Aktogrammen ist deutlich ersichtlich, daß dieser Bodenbuntbarsch vorwiegend dunkelaktiv ist (Abb. 16a-d). Die Hellaktivität ist gering und relativ einheitlich, sie liegt im Mittel bei 5 % im Jahresdurchschnitt pro Zeiteinheit. Nach der Abenddämmerung ist ein steiler Anstieg zu verzeichnen, der gegen 21.00 h ein erstes Maximum erreicht. Die Aktivität kann dann etwas absinken oder mehr oder minder gleich bleiben und erreicht noch vor der Morgendämmerung ein zweites Maximum gegen 7.00 h. Eindeutig lassen sich ein Haupt- und Nebenmaximum nicht immer unterscheiden. Bei einsetzendem Dämmerungslicht am Morgen fällt die Aktivität sofort stark ab. Abb. 17a zeigt ein typisches Muster von hoher Nachtaktivität. Der Fisch bewegt sich vom Mittelpunkt seines Reviers aus, einer Höhle, im gesamten von ihm kontrollierten Gebiet. Abb. 17b dagegen verdeutlicht die geringe Tagaktivität mit Bewegungen nur in und unmittelbar um die Höhle herum. Die Periodik ist diphasisch und würde dem Bigeminus vorwiegend nachtaktiver Tiere entsprechen. In Abb. 16b,d könnte sich sogar eine dreiphasische Dunkelaktivität andeuten. Die beiden Kurven in Abb. 16c sind nicht prinzipiell unterschiedlich anzusehen. Die Bildung eines Abendmaximums ist mit der aktiven Revierbewachung des Territorialbesitzers gegenüber einem unterlegenen Tier zu deuten. In der Dunkelzeit scheint die Revierverteidigung aufgehoben oder zumindest sehr eingeschränkt. Bei den permanenten Bedingungen ändern sich Aktivitätsmuster und Aktivitätsmenge

mit der Jahreszeit nicht. Die Prägung erfolgt individuell.
LL-Versuch (Abb. 18):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten Märzhälfte 1972 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht etwa der in Abb. 16b (März - Mai). Hohe Nachtaktivität und geringe Tagaktivität sind sehr deutlich. Nach dem LL-Beginn, um 20.00 h, sinkt die Aktivitätsmenge sogar und bleibt bis fast zum Ende des Versuchs etwa gleich groß und im Mittel stets noch unter den Tageswerten. Der Rhythmus zerfällt augenblicklich, ein neuer baut sich zumindest zwei Wochen lang nicht auf, so daß von einer Phasenlage nichts zu erkennen ist. Erst ab 26.3. deutet sich ein Neuaufbau an, bereits mit verschobener Phasenlage. Gleichzeitig erhöht sich die Aktivitätsmenge. Ein deutliches Maximum liegt bei 1.00 h (27. 3.); die Periodenlänge scheint sich über 24 Stunden hinaus zu verlängern; am 28. 3. sind die Maximalwerte bereits um einige Zeit nach rechts verschoben. Die Aktivphase wird also im Dauerlicht jetzt von Tag zu Tag etwas hinausgeschoben. Das würde einer ASCHOFFschen Regel für vorwiegend dunkelaktive Tiere im Dauerlicht entsprechen. Auch hätten wir hier ein Beispiel vor uns, wo nach einem völligen Zerfall der diphasischen Rhythmik nach einiger Zeit unter konstanten Bedingungen eine monophasische Aktivitätsrhythmik entsteht.

Nach wieder einsetzenden Normalbedingungen (LD) erhöht sich die Aktivitätsmenge um ein weiteres. Die Aktivitätsperiodik wird sofort mit dem Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert und ist der in Abb. 16b wieder ähnlich.

DD-Versuch (Abb. 19):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten Januarhälfte 1972 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht dem Kurvenverlauf für die Monate Dezember bis Februar (Abb. 16a).

Mit DD-Beginn um 8.00 h setzt sofort eine erhöhte Aktivität ein, die um 13.00 h ein absolutes und einziges Maximum erreicht. In den folgenden Tagen bleibt die Aktivitätsmenge im Durchschnitt etwa gleich. Aus der di-

phasischen Rhythmik ist unter Dauerdunkel-Bedingungen sofort eine monophasische geworden, die mehr oder minder gut bis zum Ende zu verfolgen ist; zum Schluß streut die Aktivität doch etwas breiter. Eine Phasenverschiebung wird innerhalb dieser Dauerdunkelzeit noch nicht erkennbar.

Nach einsetzenden Normalbedingungen (LD) am 11. 2. / 8.00 h sinkt die durchschnittliche Aktivitätsmenge wieder. Die Aktivitätsperiodik wird ohne Übergangszeit erneut diphasisch. Geringe Tagaktivität wechselt mit höherer Nachtaktivität.

b) Atemfrequenz

Wie die Diagramme zur Atemfrequenzmessung zeigen (Abb. 20 a-d), liegen die Tageswerte stets über denen der Nacht. Die Erhöhung beträgt allerdings im Jahresmittel - ohne wesentliche Abweichungen innerhalb der vier 2-Monats-Kurven - nur zwischen 20 und 30 %. Nach Eintritt der Dunkelheit sinkt die Frequenz in der Regel bis zur 1. und 3. Morgenstunde allmählich ab, um dann genau so langsam wieder zur Frühdämmerung hin anzusteigen. Weder in der Hell- noch in der Dunkelphase sind echte Maxima zu erkennen. Innerhalb der Jahreszeit gibt es keine eigentliche Änderung im Kurvenverlauf. Die Frequenzen sind im Juli/August und im Oktober/November im Mittel um 10 - 20 Kiemenschläge/Min. höher als im Januar/Februar und im April/Mai.

Die einzelnen Atemfrequenzwerte und auch die Atemtiefe schwanken zu jeder Zeit sehr. Sie sind im wesentlichen abhängig von der Tätigkeit, Aufmerksamkeit und Aktivitätsbereitschaft des Fisches. Schwimmt oder jagt er oder liegt er am Boden, so sind die Werte unterschiedlich; liegt er am Boden, sind sie ebenso verschieden, je nach Stimmung und Bereitwilligkeit zur Reizaufnahme (mehr oder weniger erhöhte Reizschwellen).

Schon aus den Atemfrequenzwerten läßt sich nicht auf eine vorwiegend lokomotorische Nachtaktivität schließen, wie sie die Aktogramme deutlich zeigen.

c) Verhalten

Tags: Frei umherschwimmend; frei dicht über dem Boden bei der Höhle stehend, mit Pectoral- und Caudalbewegungen oder nur auf den unteren Teil der Caudale gestützt, vorne frei mit den Pectoralen fächernd; ohne Flossenbewegungen ganz am Boden, in einer Höhle oder Grube aufliegend, auch außerhalb, offenbar ruhend; in der dunklen Höhle mit dem Kopf zum einfallenden Licht hin liegend; Drohen und aktive Revierverteidigung, Aggression; reagiert auf äußere Reize mit Lageveränderung innerhalb der Höhle, Aufrichten der Dorsale, Standort- und Farbwechsel; baggert Kies; Futter aufnehmend; Gähnen; relativ einfarbig, ocker-sandfarben bis grünlich oder 5 schwärzliche Querbinden, mehr oder minder stark ausgeprägt, je nach Verhalten und Stimmung. Abb. 21a,b zeigen *Iamprologus werner*.

Nachts: Die Verhaltensweisen des Tages lassen sich z. T. auch nachts beobachten. So wird beispielsweise Nahrung vom Boden aufgenommen, Kies aus einer neu angelegten Höhle gebaggert und aktiv im ganzen Revier operiert. Bodenlagen innerhalb und außerhalb der Höhlen ohne Flossenbewegungen kommen ebenso vor wie die oben genannten Färbungen und Farbwechsel. Die Fische reagieren in der Regel auf Erschütterungs-, Geräusch- und Lichtreize mit sofortiger Bewegung und Farbwechsel. Sie sind getrennt in ihren Revieren. Bei Belichtung von vorne in der Nacht Reaktion sehr unterschiedlich:

a) keinerlei Reaktion

b) in den Schutz der lichtschwachen Höhle zurückkehrend, unruhige Bewegungen am Ort und Abwenden vom einfallenden Licht um 180° .

c) Drohgebärde mit Maulvorstülpfen (auch bei Solotieren).

d) Aktive Territorialverteidigung nach kurzer Zeit der Eingewöhnung.

Die Ruheperioden sind offensichtlich über den ganzen 24-Stunden-Tag verteilt und relativ kurz, besonders in der Lichtzeit. Es wird lediglich flach auf dem Grund aufliegend geruht.

Zusammenfassung

- 1) Beim Kongo - Bodenbuntbarsch (*Lamprologus weneri*) wurden über einen ganzen Jahreszyklus die lokomotorische Aktivität und die Atemfrequenz gemessen sowie das Verhalten beobachtet. Unter Dauerlichtbedingungen (LL und DD) erfolgten über jeweils mehrere Wochen hinweg Aktivitätsmessungen.
- 2) Ein deutlicher Wechsel von hoher und geringer Aktivität ist sichtbar. Der Barsch ist vorwiegend dunkelaktiv mit einer diphasischen Periodik.
- 3) Unter Dauerbedingungen (LL und DD) zerfällt der alte Rhythmus der diphasischen lokomotorischen Aktivitätsperiodik und ein monophasischer baut sich auf. Eine Phasenverschiebung ist zu beobachten. Die Aktivitätsmenge unterliegt Veränderungen. Bei der Rückkehr zum LD-Wechsel (12:12) stellt sich die alte Periodik augenblicklich wieder ein.
- 4) Die Atemfrequenzwerte, die im einzelnen sehr schwanken, liegen tags um 20 - 30 % höher als nachts. Die Übergänge sind gleitend und Maxima nicht vorhanden. Die vorwiegend lokomotorische Nachtaktivität zeigt sich in diesen Resultaten nicht, vor allem, weil nachts die Revierverteidigung aufgehoben bzw. eingeschränkt ist.
- 5) Die Ruheperioden sind kurz und liegen verteilt, vorwiegend in der Lichtzeit. Geruht wird flach auf dem Grund. Farbmuster und Farbwechsel deuten auf die jeweilige Konstitution und Reizaufnahme hin.
- 6) Bei gleichbleibenden Umweltfaktoren zeigen sich in der Jahresperiodik keine markanten Unterschiede in den Ergebnissen. Individuelle Schwankungen kommen vor.

Abb. 16: Locomotorische Aktivität von Lamprologus

- a) 12.71 - 2.72, n = 10, 6-cm-Tier, solo
 b) 3.72 - 5.72, n = 6, 6-cm-Tier, solo
 c) 6.71 - 8.71,
 O-----O n = 6, 4,5-cm-Tier, solo
 +--- -- +--- n = 6, 5-cm-Tier (+ 1 gleich großes,
 unterlegenes Exemplar)
 d) 9.71 - 11.71, n = 9, 5-cm-Tier, solo

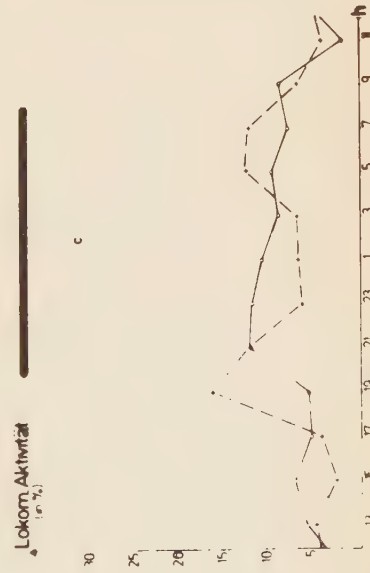
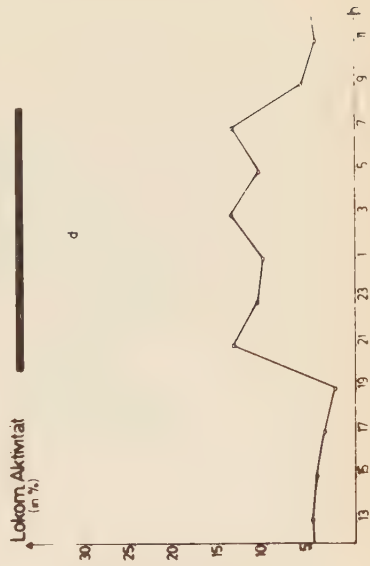
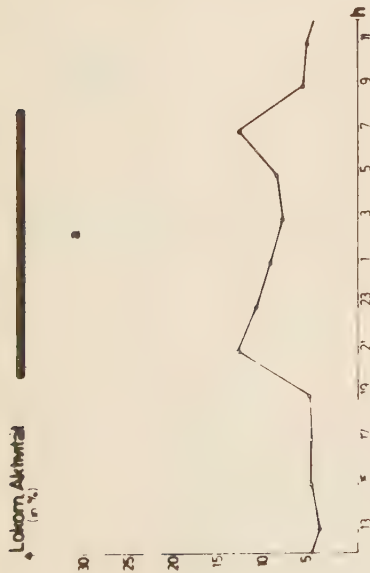
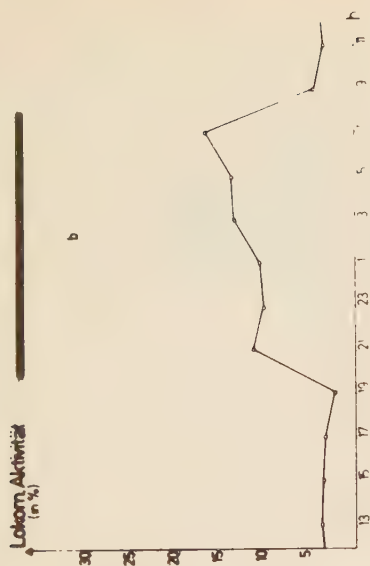
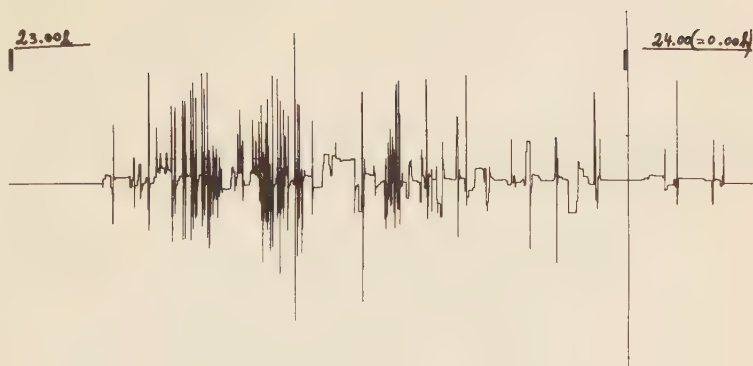


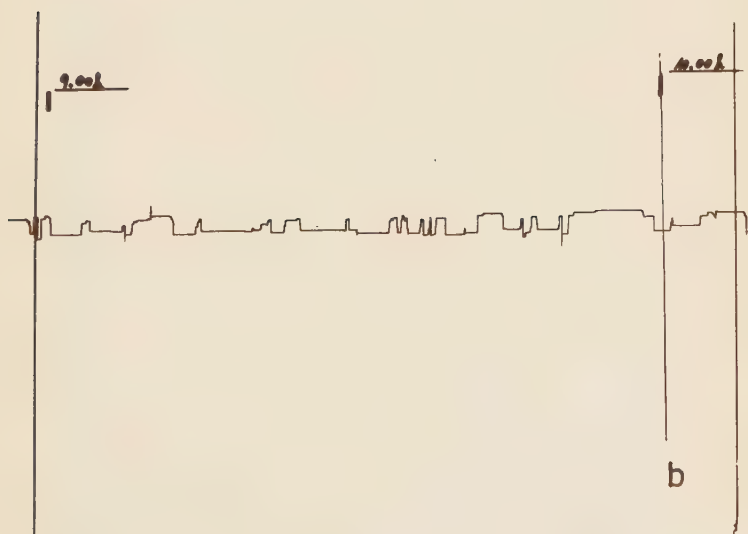
Abb.17: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Lamprologus

6-cm-Tier, solo

- a) Typisches Muster von hoher
Nachtaktivität
(2.12.71/23.00-24.00 h)
- b) Typisches Muster von geringer
Tagaktivität
(3.12.71/09.00-10.00 h)



a



b

Abb.18: Lokomotorische Aktivität von
Lamprologus im Dauerhell (LL)

6,5-cm-Tier, solo

LD = Durchschnittliche Aktivitäts-
 $\bar{x}_3$. verteilung in der ersten März-
hälfte 1972 unter normalen Licht-
Dunkel-Bedingungen (12:12)

LL-Beginn: 10.3./20.00 h

LL-Ende: 28.3./20.00 h

LD = wieder normale Licht-Dunkel-
Bedingungen (12:12) ab 28.3./20.00 h

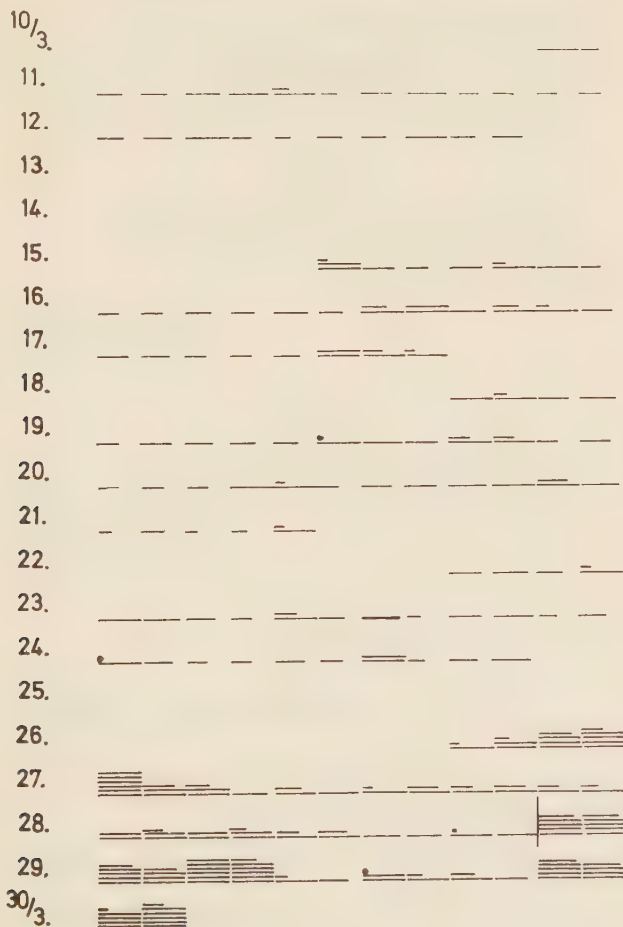
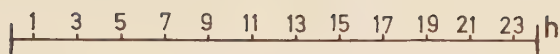


Abb.19: Lokomotorische Aktivität von
Lamprologus im Dauerdunkel (DD)

6-cm-Tier, solo

LD = Durchschnittliche Aktivitäts-
 $\bar{x}_1$. verteilung in der ersten Januar-
hälfte 1972 unter normalen

Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12)

DD-Beginn: 25.1./08.00 h

DD-Ende: 11.2./08.00 h

LD = wieder normale Licht-Dunkel-
Bedingungen (12:12) ab 11.2./08.00 h

1 3 5 7 9 11 13 15 17 19 21 23 h

LD
x1.

25/1.

26.

27.

28.

29.

30.

31/1.

1/2.

2.

3.

4.

5.

6.

7.

8.

9.

10.

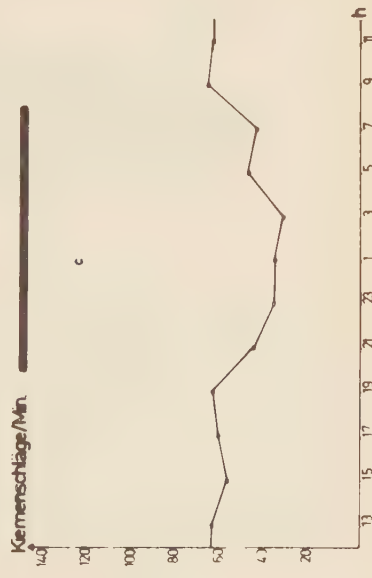
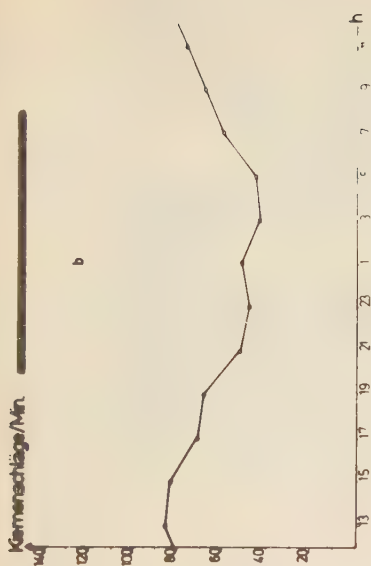
11.

12/2.

LD

Abb. 20: Atemfrequenz von Lamprologus

- a) 7.71 - 8.71, $\bar{x}$ von 5 Tieren, n = 30
- b) 10.71 - 11.71, $\bar{x}$ von 2 Tieren, n = 30
- c) 1.72 - 2.72, $\bar{x}$ von 2 Tieren, n = 30
- d) 4.72 - 5.72, $\bar{x}$ von 2 Tieren, n = 30





b

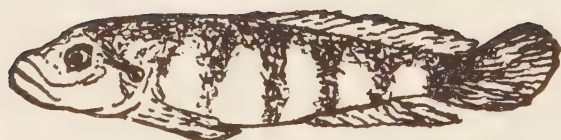


Abb.21: Kongo - Bodenbuntbarsch
Lamprologus weneri Poll, 1959

a) Relativ einfarbig

b) Hell-dunkle Quer-Kontraststreifung

(4) Buckelkopfcichlide

Steatocranus casuarius Poll., 1939

Es standen nur wenige Jungtiere für die Untersuchungen zur Verfügung. Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen konnten über einen Zweimonatszyklus gemacht werden. Mehrere Exemplare waren entweder zu klein für eine Magneteinpflanzung oder kamen aus anderen Gründen für die Aktivitätsmessung nicht in Betracht.

a) Lokomotorische Aktivität

Aktogramme liegen von dieser Buntbarschart nicht vor.

b) Atemfrequenz

Die durchschnittliche Frequenz in der Dunkelzeit im Februar und März liegt bei 90 Kiemenschl./Min., in der Lichtzeit etwa um 125; das ist lediglich eine Steigerung um ca. 40 %.

Abb. 22 zeigt in der Hellphase ein erstes geringes Vormittagsmaximum und einen Abendgipfel. Bemerkenswert ist ein kleiner Nachtgipfel gegen 3.00 h. Obwohl ein relativ gleitender Kurvenverlauf nach den Mittelwerten herauskommt, muß gesagt werden, daß die Einzelwerte z. T. breit streuen, auch während der Nacht. Die Gründe dafür ergeben sich aus den Verhaltensbeobachtungen. Nach den Atemfrequenzmessungen zu urteilen, scheint *Steatocranus* vorwiegend hellaktiv zu sein, was allerdings nach den folgenden Bemerkungen eingeschränkt werden muß.

c) Verhalten

Tags: Aufmerksam und schnell reaktionsbereit; lokomotorisch aktiv; am Boden "umherrutschend" und aufgestützt liegend, in den Wohnhöhlen und außerhalb; am oder kurz über dem Boden um die Höhlen, den festen Versteckplatz, als Mittelpunkt des Reviers herum operierend; auch kurze Ausflüge schwimmend ins freie Wasser; das Revier wird aktiv verteidigt; Aggression gegen Eindringlinge, sie werden fortgejagt; Kies wird aus den Höhlen gebaggert; futtersuchend und fressend;

bei Sättigung mehr am Boden und weniger Ortswechsel. Die Fische gähnen gelegentlich. Die Gelegebetreuung erfolgt in der Bruthöhle. Die Jungen sind später am Tage in Gruben vor der Höhle. Gegen Abend sorgen beide Partner für den Rücktransport der Nachkommenschaft in die Bruthöhle. Abb. 23 zeigt *Steatocranus casuarius*.

Nachts: Es ist weder absolute Ruhe noch Reaktionslosigkeit festzustellen. Die Tiere liegen ruhig am Boden, in oder auch außerhalb der Höhlen. Ansprechbar durch Licht, z.B. von vorne: Fluchtreaktion in die Höhle hinein. Lokomotorisch aktiv; auch Aggression gegen Artgenossen und Futteraufnahme zu beobachten. Aufmerksamkeit und Reaktionsbereitschaft mehr oder minder stark vorhanden, je nach Dunkelzeit. Die Färbung ist grauoliv bis bräunlich, dunkle Querstreifung bei Erschrecken oder Drohen, wie am Tage.

Die Inaktivperioden sind offenbar kurz und über den ganzen Tag verteilt. Geruht wird flach auf dem Boden liegend. Da *Steatocranus* ein Grundfisch ist, liegen wohl ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Lamprologus*. Es müßten noch Aktivitätsaufzeichnungen der Lokomotorik gemacht werden, um dies zu bestätigen.

Die unterschiedliche Reaktionsbereitschaft bei gleichbleibender Position am Boden, Aggression, freiem Schwimmen, Jagen und verschiedenen Stimmungen sind mögliche Ursachen während einer kurzen Zeitspanne für sehr variable Atemfrequenz und -tiefe.

Die Frage, wann dieser Cichlide generell aktiver ist, kann vorerst nicht ganz beantwortet werden. Die Atemfrequenzwerte dürfen allein nicht zugrunde gelegt werden. Verhaltensbeobachtungen zeigen erste Ansätze zu möglichen Differenzen, die Ergebnisse aus Messungen der lokomotorischen Aktivität bringen könnten (siehe auch *Lamprologus*).



Abb.22: Atemfrequenz von Steatocranus

Febr./März 1971

4,6-cm-Tier, solo

n = 20



Abb.23: Buckelkopfcichlide

Steatocranus casuarius Poll, 1939

(5) Quappenbuntbarsch

Teleogramma brichardi Poll, 1959

Durch den Irrtum eines Zoohändlers wurde mir diese bodenbewohnende Buntbarschart zufällig geliefert. Leider waren es nicht mehr als zwei Jungtiere. Um sie nicht durch eine evtl. mißglückende Operation zu verlieren, verzichtete ich auf Aktogramme. Im Vergleich zu Lamprologus und Steatocranus, ebensolchen Grundfischen, stellte ich Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen über einen vollen Jahreszyklus an. Dabei konnten ein Revierbesitzer und ein Nichtrevierbesitzer, die im gleichen Versuchsbecken lebten, miteinander verglichen werden.

a) Lokomotorische Aktivität

Aktogramme liegen von diesen Cichlidenart nicht vor.

b) Atemfrequenz

Aus den Diagrammen zur Atmungsmessung (Abb. 24a-d) geht hervor, daß die Frequenzen des Tages stets höher liegen als die der Nacht, im Mittel etwa um 50 %. Das Muster der Atemfrequenzen ändert sich nicht wesentlich mit der Jahreszeit, ebenso kaum die Frequenzen. Die Kurven der Monate Februar bis Juli (Abb. 24a-b) haben einen mehr gleitenden Verlauf, während die Kurven der Monate August - Januar (Abb. 24c-d) eine dreiphasische Periodik andeuten. Das Abend- und Morgenmaximum wird hier deutlicher. Zu allen vier Jahreszeiten ist ein kleiner Gipfel in der Frequenz während der Dunkelphase mehr oder minder klar zu beobachten.

Die Diagramme des herrschenden Revierbesitzers und des unterlegenen Nichtrevierbesitzers unterscheiden sich meist nur in den Frequenzen. Die Werte des β -Tieres liegen am Tage stets etwa um 15 Kiemenschläge/Min. höher und nähern sich auch in der Nacht nur teilweise denen des α -Tieres an. Die Kurvenverläufe sind trotz kleiner Abweichungen nicht signifikant verschieden, z. T. sogar auffallend parallel.

Nach den Ergebnissen der Atemfrequenzmessungen scheint Teleogramma vorwiegend hellaktiv zu sein. Die folgenden Verhaltensbeobachtungen geben jedoch erste Bedenken.

c) Verhalten

Tags: Das α -Tier bewacht und verteidigt aktiv sein Revier durch Drohen (= Absenken des Maulbodens, Vorstülpen des Mauls und Aufrichten der Dorsale) und direkten Angriff. Es baggert während der Revierfestlegung Kies aus Höhlen und ist dabei z. T. sehr spontan in der Aggression. Ohne vorheriges Drohen wird ein schneller Angriff vorgetragen. Später wird vom Reviermittelpunkt, einer Höhle, aus operiert, mit Drohen und dann erst einer unmittelbaren Attacke. Das dominierende Tier steht dicht über dem Grund mit Pectoralbewegungen oder stützt sich auf diesen mit den Bauchflossen und dem unteren Teil der Caudale auf, ohne Brustflossenbewegungen, sucht nach Futter, frißt, lugt aufmerksam beobachtend aus einer Höhle hervor, schwimmt gelegentlich im freien Wasser und ist in seinem Revier, in und um die Höhle herum, aktiv. Gähnen. Ansprechbar auf äußere Reize. Färbung sehr variabel, je nach Stimmung und Tätigkeit, ebenso die Atemfrequenz. Territorialverteidigung geht vor Futteraufnahme. Lokomotorisch ist das α -Tier aktiver als das β -Tier, weil es sein Revier regelmäßig kontrolliert. Bei Sättigung Abnahme der Aggression und Lokomotorik.

Der Unterlegene muß stets wachsam sein (permanent höhere Atemfrequenz) und hält sich meist in der relativ neutralen Zone unter der Wasseroberfläche auf, wo er auf einem Blatt liegt und nur gelegentlich kurze Schwimmausflüge macht. Er ist dort optisch getarnt, aber stets fluchtbereit. Atemfrequenz und Färbung sind ebenso stark variabel, je nach Situation. Abb. 25 zeigt Teleogramma brichardi.

Nachts: Das Verhalten des α -Tieres ist dem am Tage ähnlich. Es liegt ruhig und völlig passiv in seiner Höhle, außerhalb, frei auf dem Boden, ohne Anlehnung, unter einem Stein, einer Wurzel, die Flossen sind ohne Bewegung. Auch frei im Wasser bei der Höhle stehend, schwimmend, Kies bag-

gernd und transportierend, sich am Substrat scheuernd, in der Höhle und um diese herum aktiv, wach, auch Nahrungsaufnahme zu beobachten. Keine direkte Aggression, höchstens Drohen, je nach Wachintensität, keine Revierkonflikte während der Dunkelphase. Reaktion auf Belichtung, Geräusche und Erschütterungen je nach Dauer, Stärke und Zeit verschiedenen langsam oder überhaupt nicht. Absolute Ruhe und Reaktionslosigkeit bei spezifischem Verhalten sind nicht festzustellen.

Das β -Tier bleibt allerdings relativ unbehelligt, auf einem Blatt in mittleren Wasserschichten sitzend; es ist trotzdem auf der Hut (aufmerksam, mit den Pectoralen fächernd, fluchtbereit). Bei beiden Fischen deutet sich während der Dunkelphase ein etwa gleichwertiges Verhalten an. Die Färbungen sind oliv bis schwärzlich, z. T. mit dunkel-heller Querringelung. Bei Belichtung Reaktion mit Lokomotorik, keine Farbänderung; zuerst erhöhte Atemfrequenz, dann wieder niedrigere Werte.

Die Reaktionsbereitschaft zu jeder Nachtzeit deutet darauf hin, daß Teleogramma offensichtlich in diesem Zeitabschnitt nicht fest ruht. Die Ruheperioden sind wohl breit verteilt über den 24-Stunden-Rhythmus und kurz. Geruht wird lediglich flach auf dem Grunde aufliegend.

Die Aggressivität scheint in der Dunkelphase gemindert. Ob die Lokomotorik sogar erhöht ist gegenüber der am Tage, bleibt vorerst offen und späteren Messungen vorbehalten. Es deuten sich jedoch ähnliche Ergebnisse und Verhältnisse an wie bei *Lamprologus* und *Steatocranus*, bei denen erst verschiedene Untersuchungsmethoden zu einem umfassenderen Gesamtergebnis führten.

Abb. 24: Atemfrequenz von Teleogramma

- a) 2.70 - 4.70
- b) 5.70 - 7.70
- c) 8.70 - 10.70
- d) 11.70 - 1.71

○ ——— = 6-cm-Tier, herrschender Revierbesitzer

+ --- -- + = 5-cm-Tier, unterlegener Nichtrevierbesitzer

Jeweils n = 20

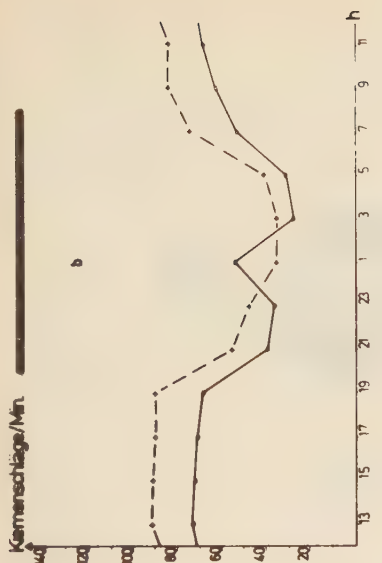




Abb.25: Quappenbuntbarsch

Teleogramma brichardi Poll, 1959

(6) Buntbarsch

Cichlasoma spec.

Die Fische sollen kurz angeführt werden. Mit ihnen wurden erste Versuche gemacht. Die Ergebnisse waren nur bedingt vollständig und werden deshalb hier nicht ausführlicher wiedergegeben.

a) Lokomotorische Aktivität

Ein 10 cm langes Tier von *Cichlasoma spec.* wurde im September/Oktobre 1970 einzeln gehalten.

Aus dem Aktogramm (Abb. 26) ist ersichtlich, daß das Tier vorwiegend dunkelaktiv ist. Während des Nachmittags steigt die Aktivität kontinuierlich an. Das Maximum liegt bei 1.00 h nachts. Noch während der Dunkelphase in der zweiten Nachthälfte sinkt die Frequenz und erreicht gegen 9.00 h einen Tiefstpunkt. Die Periodik scheint monophasisch zu sein.

b) Atemfrequenz

Von *Cichlasoma spec.* und vom Feuermalbuntbarsch (*Cichlasoma meeki* (Brind, 1918)) wurden Messungen gemacht, aber nicht weiter ausgewertet.

c) Ruheverhalten

Verhaltensbeobachtungen über einen längeren Zeitabschnitt wurden nicht angestellt; Einzelbeobachtungen geben kein eindeutiges Bild und sind deshalb an dieser Stelle nicht wiedergegeben.

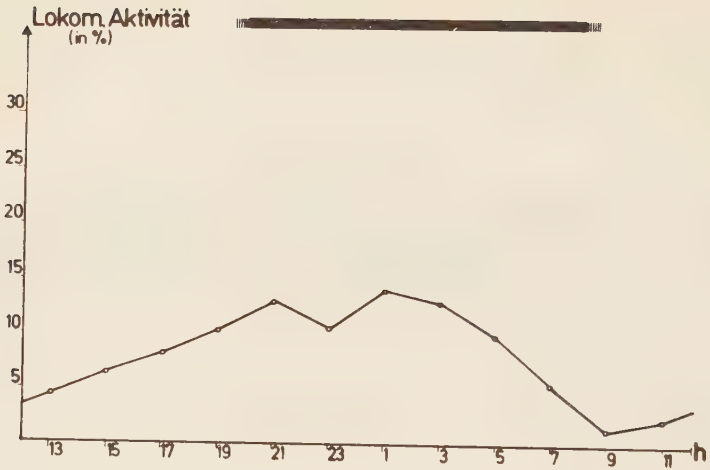


Abb.26: Lokomotorische Aktivität
von Cichlasoma spec.

Sept./Okt. 1970
10-cm-Tier, solo
n = 3

(7) Segelflosser

Pterophyllum scalare (Lichtenstein, 1823)

Gearbeitet wurde nur mit geschlechtsreifen Männchen und Weibchen, allerdings unterschiedlichen Alters. Die Tiere waren in der Regel verpaart und wurden in Gesellschaft mit anderen verpaarten Fischen gehalten, ausnahmsweise auch einzeln. Über einen ganzen Jahreszyklus wurden Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen gemacht, ebenso die lokomotorische Aktivität über diesen Zeitraum aufgezeichnet, zusätzlich bei biologischen Veränderungen und abiotischen Störungen. Zwei Pärchen laichten zwar ab, doch kam es zu keiner erfolgreichen Aufzucht.

a) Locomotorische Aktivität

Die Aktogramme zeigen die vorwiegende Lichtaktivität des Segelflossers (Abb. 27a-d). Ein Aktivitätsanstieg vor bzw. während der Morgendämmerung ist charakteristisch. Die Aktivität in der Hellperiode ist unregelmäßig verteilt und eindeutig diphasisch geprägt. Ein deutliches Hauptmaximum liegt in den frühen Abendstunden (17.00 - 19.00 h), das geringere Nebenmaximum in der Zeit von 9.00 - 11.00 h am Vormittag. Noch vor der Abenddämmerung und während dieser ist ein steiler Abstieg zu verzeichnen. Die Nachtwerte sind relativ gleichbleibend. Sie schwanken im Mittel um einen Wert von unter 5 % pro Zeiteinheit, gehen aber im einzelnen auch unter 1 %, bis zur völligen Bewegungslosigkeit. Abb. 28a zeigt die originale Aufzeichnung hoher lokomotorischer Tagaktivität, Abb. 28b die geringster Nachtaktivität.

Wie sich biologische Veränderungen auf die Aktivitätsverteilung auswirken können, zeigt Abb. 27a vergleichsweise. Ein geschlechtsreifes 3-jähriges ♀, zwei Tage vor der Eiablage, folgt in seinem Aktogramm nur noch sehr eingeschränkt dem Bigeminustyp. Auch die nächtliche, sonst dunkelbedingte Verminderung der lokomotorischen Aktivität ist nahezu aufgehoben. Diese liegt durchschnittlich um 5 % pro Zeiteinheit höher. Ebenso ist die gesamte

Aktivitätsmenge pro Tag erhöht.

Auch abiotische Störungen können die mittleren Aktogrammwerte völlig entstellen, wie Abb. 27b zeigt. Die Fische reagieren empfindlich auf sich plötzlich ändernde Umwelteinflüsse. Das Gewitterbeispiel ist dafür markant. Selbst das Geräusch eines startenden Düsenflugzeuges zur nächtlichen Ruheperiode bewirkt in der Regel augenblickliche - wenn auch kurzzeitige - Unruhe (Aktivitätserhöhung).

Im Jahreszyklus sind unter permanenten abiotischen Bedingungen keine eigentlichen Veränderungen im Aktivitätsmuster und in der Aktivitätsmenge festzustellen.

b) Atemfrequenz

Wie die Diagramme zur Atemfrequenzmessung zeigen (Abb. 29 a-d), sind die Tageswerte höher als die der Nacht. Die Erhöhung beträgt im Jahresmittel, ohne große Schwankungen innerhalb der vier Jahreszeiten, zwischen 30 % und 50 %. Nach der Abenddämmerung sinkt die Frequenz in der Regel bis zur 1. bis 5. Morgenstunde allmählich ab, um dann mehr oder minder langsam wieder zum Morgen hin anzusteigen. Ausgeprägte Maxima bilden sich weder in der Hell- noch in der Dunkelphase. Ein diphasischer Aktivitätsrhythmus läßt sich also aus diesen Werten nicht ablesen. Innerhalb eines ganzen Jahres sieht man keine eigentlichen Änderungen im Kurvenverlauf. Die z. T. auftretenden Frequenzunterschiede bei den einzelnen Tieren sind bedingt durch starke individuelle Verhaltensdifferenzen. So ergeben sich höhere Werte am Tage, weniger in der Nacht, bei balzenden Paaren zusätzlich verbunden mit der Aggression gegen andere Beckenbewohner zur Verteidigung des eigenen Reviers.

Abb. 29a zeigt, wie sich das ♂ des älteren herrschenden Paares mit erheblich größerem Atemaufwand um das ♀ bemüht und gleichzeitig ein jüngeres Pärchen im Becken in seinen eingegengten Aktionsgrenzen halten muß. Abb. 29b verdeutlicht eine Periode des Machtwechsels. Die Werte der einzelnen Tiere nähern sich einander. Abb. 29c steht bereits

für veränderte Verhältnisse. Das junge Paar hat die Revierherrschaft übernommen, balzt und drängt das ältere Pärchen zurück, das relativ ruhiger atmet. Noch größer ist der Unterschied in Abb. 29d, wo sich das alternde ♂ allein dem jungen und aktiven Paar gegenüber sieht.

Die Atemfrequenzwerte sind nachts einheitlicher als am Tag, weil das differenzierte Verhalten der Individuen praktisch wegfällt. Trotz abgestufter Ruheintensitäten zu unterschiedlichen Dunkelzeiten ist die Atemreaktion auf plötzliche Belichtung relativ einheitlich. Die Atmung ist zuerst flach, die Frequenz wird schnell erhöht; dann sinkt die Frequenz wieder, und die Atmung wird tiefer.

c) Verhalten

Tags: Aufmerksam und neugierig; mehr oder minder lokomotorisch aktiv, ruhig frei stehend, auch zwischen Pflanzen. Balzen, Gelegebetreuung etc., Aggressionen, Gähnen. Nahrungssuche am Boden, freßbereit und fressend, oder bei Sättigkeit und Nichtbereitschaft zur Nahrungsaufnahme z. T. abgewandt stehend. Ansprechbar durch äußere Reize. Die Tiere eines Paares sind beieinander, aneinander orientiert. Die Gesamtfärbung kann blaß sein oder stark kontrastiert, je nach momentaner Teilnahme am Geschehen. Die kräftigen schwarzen Streifen verblassen augenblicklich bei Erschrecken.

Die Jungen werden, sobald die Abenddämmerung hereinbricht, von den Elterntieren in einer "Schlafgrube" gesammelt und bewacht. Die juvenilen Fischchen verbringen dort die Nacht am Boden bis zur Morgendämmerung. Abb. 30a,b zeigen *Pterophyllum scalare*.

Nachts: Die Ruheperiode des Segelflossers fällt in die Dunkelheit. Die Ruheintensität während der Dunkelphase ist abgestuft. Verminderte Aktivität ist charakteristisch. Die Fische stehen in allen Wasserschichten, ruhig und frei, mehr oder minder getrennt; z. T. bevorzugt dicht unter der Wasseroberfläche, aber auch leicht aufgestützt und aufrecht am Boden mit nur wenigen Pectoralbewegungen, zwischen und unter

Pflanzen, an etwas durch unmittelbaren Körperkontakt orientiert. Es wurde sogar beobachtet, wie zwei Skalare in Seitenlage gegen Mitternacht auf flachen Steinen lagen.

Die kräftigen schwarzen Streifen können völlig verblaßt sein, auch stark hervortreten, oder nur die Flossenspitzen erscheinen dunkel. Balzen und Aggressionen sind nicht zu beobachten; keine festen Ruheplätze festzustellen. ♂ und ♀ eines festverbundenen Paares sind zwar beieinander, aber nicht unbedingt dicht zusammen; verschiedene Paare voreinander abgesetzt.

Eine Reaktion auf Belichtung von oben erfolgt überhaupt nicht, nicht spontan oder - beim Stehen direkt unter der Wasseroberfläche - langsam mit Zu-Boden-Gehen. Die Tiere scheinen geblendet und desorientiert, sie stoßen an Hindernisse. Je nach Ruheintensität erfolgt ein mehr oder minder schnelles Übergehen nach einer Anpassungszeit zum Tagverhalten. Gleichbleibende abiotische Faktoren bestimmen kaum Unterschiede im Jahreszyklus. Die individuellen und biologisch bestimmten Veränderungen innerhalb des Lebensrhythmus eines Fisches sind entscheidender unter diesen Verhältnissen.

Zusammenfassung

1) Der Segelflosser (*Pterophyllum scalare*) zeigt einen deutlichen Unterschied zwischen der lokomotorischen Aktivität am Tage und der bei Nacht. Er ist überwiegend hellaktiv, der Aktivitätsrhythmus diphasisch. Das Hauptmaximum liegt in den frühen Abendstunden, das Nebenmaximum am Vormittag. Nachts kann die Aktivität bis unter 1 % pro Zeiteinheit sinken. Biologische Veränderungen und abiotische Störungen bewirken Veränderungen des Aktivitätsmusters und der Aktivitätsmenge.

2) Messungen der Atemfrequenz bestätigen im wesentlichen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Aktivitätsperiode läßt sich allerdings aus diesen Werten nicht ablesen. Gegenüber der Nacht sind die Frequenzwerte des Tages um 30 % bis 50 % erhöht. Bedingt durch individu-

elles Verhalten ergeben sich - besonders am Tage - Frequenzunterschiede zwischen den zusammenlebenden einzelnen Tieren.

3) Die Ruheperiode fällt in die Dunkelheit. Je nach Ruheintensität zu verschiedenen Nachtzeiten stehen die Fische frei im Wasser, verbergen sich zwischen Pflanzen, stützen sich am Boden auf oder legen sich seitlich auf Steine. Die Farbkontraste des Tages verblassen. Balzen, Aggressionen und das Einnehmen fester Ruheplätze sind nicht registriert worden.

4) Im Jahreszyklus sind unter gleichbleibenden Umweltbedingungen keine Ergebnisunterschiede zu erkennen. Individuelle Unterschiede, biologische und abiotische Veränderungen sind im einzelnen für Abweichungen verantwortlich.

Abb.27: Lokomotorische Aktivität von Pterophyllum

- a) 12.71 - 2.72 $\bigcirc$ --- $\bigcirc$ n = 6, $\bar{x}$ von 2 geschlechtsreifen ♀♀
 (+ 3 weitere geschlechtsreife Tiere
 -- 2 ♂♂/ 1 ♀ -- im Becken)
 +--- --+ = 12.70, geschlechtsreifes
 3-jähriges ♀, 2 Tage vor der Eiablage
- b) 3.71 - 5.71 $\bigcirc$ --- $\bigcirc$ n = 9, geschlechtsreifes ♀ (+ 3
 weitere geschlechtsreife Tiere -- 2 ♂♂/ 1 ♀ --)
 +--- --+ = 18.-19.5.71, geschlechtsreifes
 4-jähriges ♀ (+ 3 weitere geschlechtsreife
 Tiere -- 2 ♂♂/ 1 ♀ --) bei nächtlichem
 Gewitter (ca. 24.00 - 04.00 h)
- c) 6.71 - 8.71, n = 6, geschlechtsreifes ♀ (+ 3 weitere ge-
 schlechtsreife Tiere -- 2 ♂♂/ 1 ♀ --)
- d) 9.71 - 11.71, n = 9, geschlechtsreifes ♀ (+ 3 weitere ge-
 schlechtsreife Tiere -- 2 ♂♂/ 1 ♀ --)

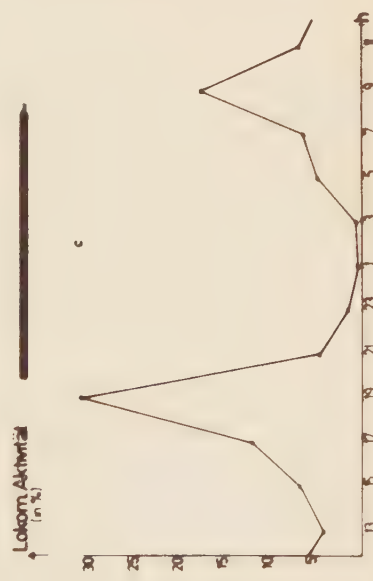
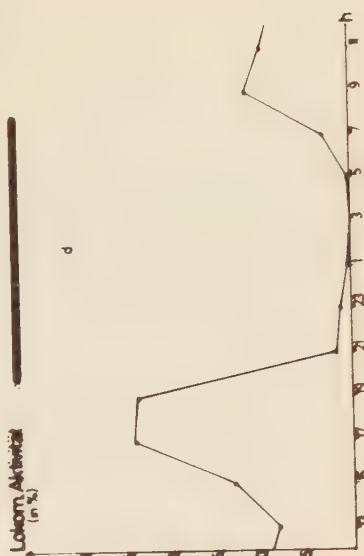


Abb.28: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Pterophyllum

Geschlechtsreifes ♀ (+ 3 weitere
geschlechtsreife Tiere -- 2 ♂♂/
1 ♀ --)

- a) Hohe Tagaktivität
(17.7.71/18.00-19.00 h)
- b) Geringe Nachtaktivität
(17.7.71/02.00-03.00 h)

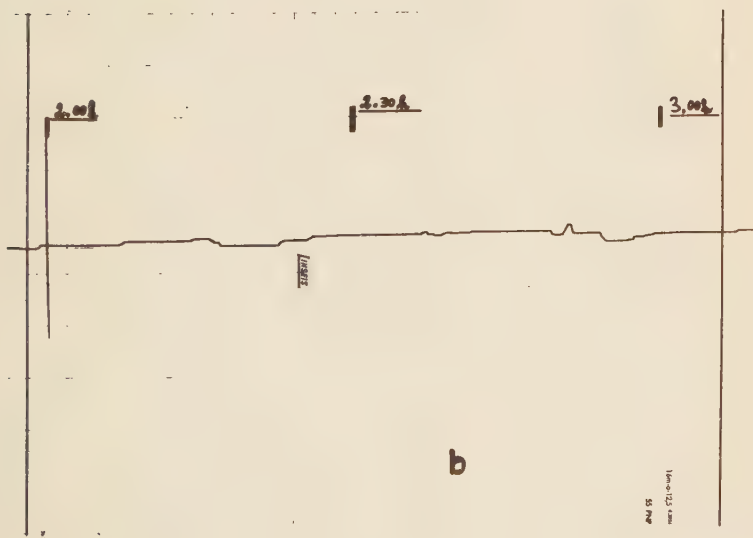
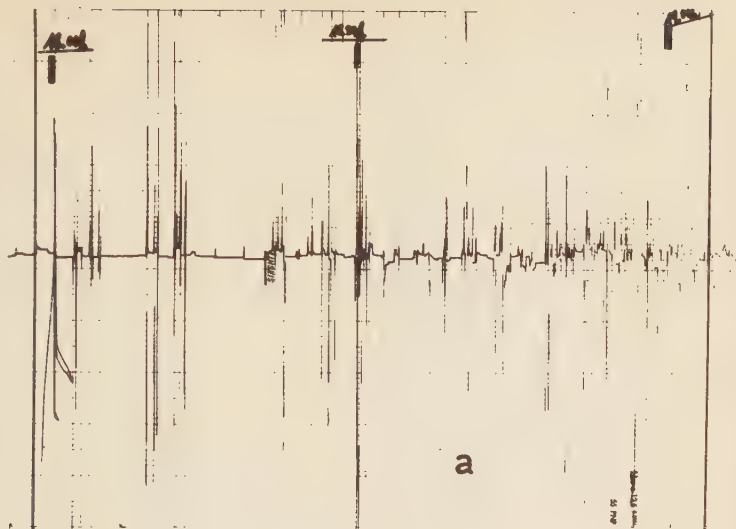


Abb. 29: Atemfrequenz von Pterophyllum

- a) 12.70 - 1.71
- b) 3.71 - 4.71
- c) 6.71 - 7.71
- d) 9.71 - 10.71

○ — ○ = geschlechtsreifes ♂ des älteren Paares

+ — + = geschlechtsreifes ♀ des älteren Paares

● — ● = $\bar{x}$ von ♂ und ♀ (geschlechtsreifes jüngeres Paar)

Jeweils n = 20

Weitere Erläuterungen im Text

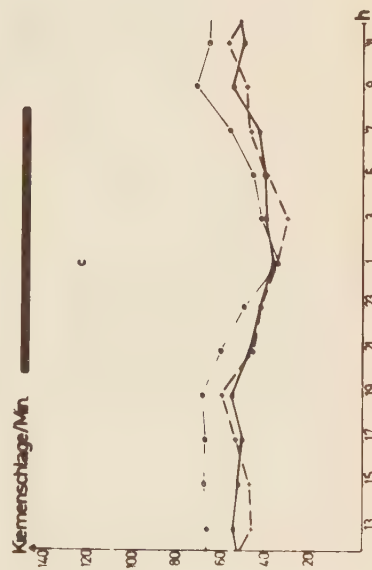
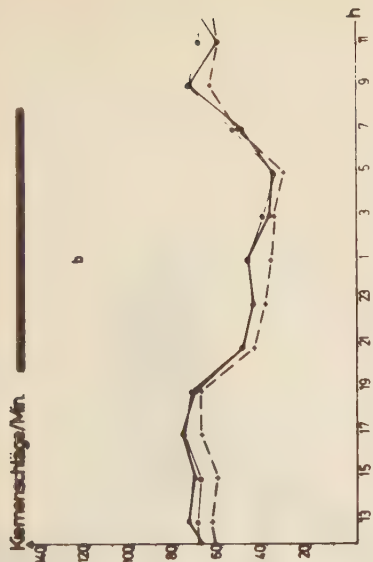




Abb.30: Segelflosser
Pterophyllum scalare
(Lichtenstein, 1823)

a) Relativ blasse Gesamtfärbung

b) **Kontrastreiche** Querstreifung.

(8) Pfauenaugenbuntbarsch

Astronotus ocellatus (Cuvier, 1829)

Für die Beobachtungen und Messungen standen juvenile sowie geschlechtsreife Fische zur Verfügung. Sie wurden stets in Gesellschaft von Artgenossen gehalten. Die lokomotorische Aktivität wurde über 9 Monate hinweg kontinuierlich gemessen, bei einem Dauerhell-Versuch und einem Dauerdunkel-Versuch jeweils über einen Zeitraum von 3 Wochen. Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen liegen über einen ganzen Jahreszyklus vor. Die Fische gehörten Original-Nachzuchten an und einer Varianten, dem "Roten Oskar".

a) Locomotorische Aktivität

Bei diesem vorwiegend lichtaktiven Cichliden ist die durchschnittliche Aktivität in den Lichtstunden nicht gleichmäßig verteilt. Wie Abb. 31a-c zeigen, ist die Hellaktivität wohl als monophasisch zu bezeichnen. Das Maximum ist mehr oder minder deutlich gegen 19.00 h (Abb. 31a,c) oder 13.00 h (Abb. 31b) ausgeprägt. Die Hellwerte schwanken etwa zwischen 10 % und maximal 20 %. Die Ruheperiode wird während der Dunkelzeit eingehalten. Die Aktivitätswerte liegen hier ziemlich gleichmäßig unter 5 % pro Zeiteinheit, abgesehen von den kontinuierlich absinkenden Werten nach der Abenddämmerung bzw. den ansteigenden während der Morgendämmerung. Das Absinken und das Ansteigen der lokomotorischen Aktivität richten sich also weitgehend nach dem Belichtungswechsel. Abb. 32a-b zeigen an Beispielen einen deutlichen Unterschied zwischen hoher Tagaktivität und sehr geringer Nachtaktivität. Im Jahresverlauf - hier nur über 9 Monate registriert - sieht man keine prinzipiellen Unterschiede in der Phasenlage; das verschobene Maximum, von 19.00 h (Abb. 31a,c) auf 13.00 h (Abb. 31b), ist aus meinen Aufzeichnungen nicht erklärbar und müßte aus mir unbekannten Gründen entstanden sein.

LL-Versuch (Abb. 33):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten

Aprilhälfte 1972 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht etwa der der Monate März - Mai (Abb. 31b). Die Hellaktivität ist eindeutig monophasisch.

Nach dem LL-Beginn verringert sich die Aktivitätsmenge pro Tag und sinkt weiter kontinuierlich bis zum Schluß der Dauerlichtbedingungen ab. Die Rhythmik zerfällt schon in den ersten Versuchstagen und wird auch bis zum Ende in keiner anderen Form wieder aufgebaut. Eine Phasenlage von Aktivität und Ruhe ist deshalb nicht zu ermitteln.

Nach einsetzenden Normalbedingungen (LD) erhöht sich die Aktivitätsmenge sofort wieder. In der Aktivitätsperiodik ist erneut zwischen Hell- und Dunkelphase zu unterscheiden. Die Hellaktivität ist bereits am ersten Tag wieder deutlich monophasisch.

DD-Versuch (Abb. 34):

Die durchschnittliche Aktivitätsverteilung in der ersten Julihälfte 1971 unter normalen Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12) entspricht der in den Monaten Juni - August (Abb. 31c). Die Hellaktivität ist monophasisch.

Bei einsetzendem Dauerdunkel um 10.00 h steigt die Aktivitätsmenge spontan über den Durchschnitt der LD-Tage zu dieser Zeit, sinkt dann aber langsam wieder ab. Sie ist während des gesamten Versuchs völlig unregelmäßig verteilt, liegt aber im Mittel unter den Normalwerten dieser Jahreszeit. Der DD-Beginn fungiert offenbar zuerst als neuer Zeitgeber, doch zerfällt die Rhythmik dann doch und ist bis zum Versuchende in keiner alten oder neuen Form zu erkennen.

Bei beginnendem normalen LD-Wechsel um 8.00 h (2.8) erhöht sich die Aktivitätsmenge sprunghaft. Ob die alte Rhythmik sich sofort wieder einspielte, ist nicht zu sagen. Aus technischen Gründen konnten die Aufzeichnungen nicht fortgeführt werden.

b) Atemfrequenz

Die Diagramme der Abb. 35a-d zeigen ebenso wie die Aktogramme deutlich eine Lichtabhängigkeit. Die Atemfrequenz

ist während der Hellzeit relativ gleichmäßig hoch. Sie schwankt in ziemlich engen Grenzen um 60 Kiemenschläge/Min. Eine monophasische Periodik wird - wenn überhaupt - ganz schwach zwischen 17.00 und 19.00 h bestätigt. Bei Eintritt der Dunkelheit sinken die Frequenzwerte langsam ab und bewegen sich während der nächtlichen Ruhephase recht einheitlich um 30-35 Kiemenschläge/Min. Die Frequenzerhöhung zum Morgen beginnt lange vor der Dämmerung und ist ebenso stetig. Im Vergleich zur Ruhephase ist die Atemfrequenz in der Aktivphase um fast 95 % im Mittel erhöht. Innerhalb der Jahresperiodik sind keine prinzipiellen Unterschiede im Kurvenverlauf und in den Frequenzen zu erkennen. Die einzelnen Kurven der gleichzeitig zusammenlebenden und gleichberechtigten Jungtiere sind nahezu identisch (Abb. 35a-c). Erst mit zunehmendem Alter und damit zunehmender Stärkedifferenzierung machen sich Unterschiede - nicht im Kurvenverlauf - aber in den Frequenzen bemerkbar. Das schwächere Tier liegt mit seinen Werten am Tage im Schnitt um 10 Kiemenschläge/Min. höher als der dominierende Fisch (Abb. 35d). Während der Ruhezeit kommen beide Exemplare auf das gleiche Niveau.

c) Verhalten

Von sich entwickelnden Jungtieren (4 - 9 cm Länge) sind im Jahresverlauf die folgenden wesentlichen Beobachtungen zusammengestellt worden:

Tags: Frei in allen Wasserschichten aktiv umherschwimmend; die Tiere sind mehr oder minder zusammen. Aggressionen untereinander. Futtersuche, fressend, den Kies "durchkostend". Die Fische sind im Hungerzustand schwimmaktiver, als wenn sie satt sind. Die Aktivitätsmenge wird bei Hunger zwar erhöht, das Aktivitätsmuster aber nicht verändert. Sind sie vollgefressen, ebenso bei Temperaturabfall des Wassers, zeigen die Tiere Verhaltensweisen, ähnlich denen bei nächtlicher Ruhe (siehe unten). Die Atemfrequenz ist variabel, je nach Verhalten. Gähnen ist häufig zu beobachten. Mit

zunehmendem Alter werden die Fische individueller, sie sind nicht mehr unmittelbar zusammen, außer bei Gefahr, wo sie sich ängstlich am Boden halten; einer achtet auf den anderen und richtet sich z. T. nach ihm. Bei z. B. 7 Jungtieren zusammen zeigen sich mehr lokomotorische Aktivität und gegenseitige Stimulierung als bei weniger Exemplaren. Die Färbung ist je nach Alter und Stimmung sehr variabel: Volle dunkle Farbe, auch hell-dunkle Kontrastzeichnung; bei Erschrecken verblassen die Farben. Abb. 36a-c zeigen *Astronotus ocellatus*.

Nachts: Es sind die merkwürdigsten Verhaltensweisen zu beobachten. Die Tiere stehen einzeln und ganz ruhig im freien Wasser, liegen auf dem Bauch am Boden, auf die Bauchflossen gestützt, manchmal in seitlicher Schräglage, ein Fisch gegen den anderen gelehnt; die Dorsale ist aufgerichtet, die Pectoralen sind angelegt. Andererseits sind mehrere Fische beieinander dicht über dem Boden zu beobachten, im freien Wasser einzeln mit Schräglage, direkt unter der Wasseroberfläche, fast ganz in Seitenlage schwebend oder am Boden auf der Seite liegend, hinter Steinen (im Lichtschatten) und im Pflanzendickicht schräg angelehnt. Die Färbungen, Farbwechsel und andere Reaktionen auf Belichtung sind ebenso unterschiedlich, je nach Ruheintensität. Die Fische sind z. T. einfarbig dunkel, ohne Farbkontraste. Bei Belichtung:

- a) keinerlei oder nur langsame Reaktionen
- b) Zu-Boden-Gehen und Anstoßen, da geblendet
- c) zuerst erhöhte Atemfrequenz
- d) Verdunkelung der Gesamtfärbung oder starke Kontrastfärbung (gelb/dunkelbraun)

Bei weiter dauernder Beleuchtung geringer Stärke:

- 1) Schräglage am Boden
- 2) wieder ruhiger werdende Atmung, flach und regelmäßig
- 3) Kontrastfärbung verschwindet wieder, blasse Gesamtfärbung
- 4) die Tiere drängen sich dicht zusammen (Angst)
- 5) mehr oder minder schnelles Übergehen zum Tagverhalten (Tagfärbung)

Bei Fortsetzung der Dunkelheit lösen sich die Fische wieder vom Boden. Direkte Berührung wird mit panikartiger Flucht beantwortet; Erschütterungen lösen Schreckbewegungen und -färbungen aus. Aggression ist nicht zu beobachten.

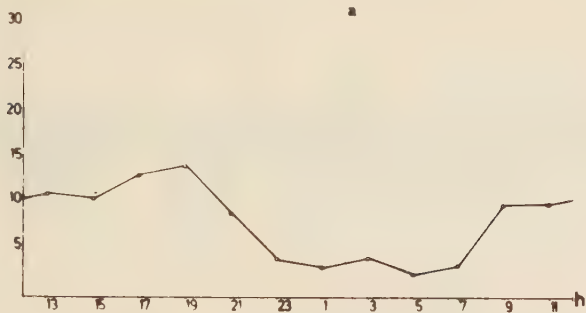
Zusammenfassung

- 1) Beim Pfauenaugenbuntbarsch (*Astronotus ocellatus*) ist eine deutliche Periodik der lokomotorischen Aktivität sichtbar. Der Fisch ist weitgehend lichtaktiv, der Aktivitätsrhythmus monophasisch.
- 2) Die alte Rhythmik zerfällt unter Dauerlichtbedingungen schnell, eine neue wird bis zum Versuchsende nicht aufgebaut. Die Aktivitätsmenge sinkt kontinuierlich pro Tag (LL) oder ist völlig unregelmäßig verteilt (DD). Bei Rückkehr zum normalen Hell-Dunkel-Wechsel (12:12) spielt sich die alte Aktivitätsperiodik sofort wieder ein.
- 3) Die Atemfrequenzmessungen bestätigen die Ergebnisse aus den Aktogrammen im wesentlichen. Der mittlere Frequenzunterschied zwischen Dunkel- und Hellphase beträgt etwa 95 %.
- 4) Die Ruheperiode liegt in der Dunkelzeit. Die Ruheintensität bestimmt das Verhalten. Seitenlagen am Boden und auch im freien Wasser sind offensichtlich Merkmale einer tiefen Ruhephase. Farbwechsel sind stark ausgeprägt, aber typisch für verschiedene Ursachen.
- 5) Innerhalb eines Jahres sind keine prinzipiellen Unterschiede in den Ergebnissen festzustellen. Die zunehmende Stärkedifferenzierung heranwachsender Jungtiere führt allerdings zu Quantitätsunterschieden.

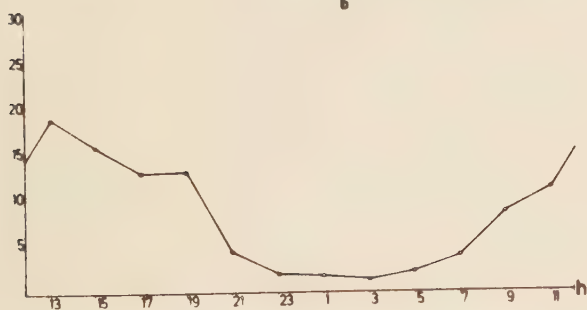
Abb.31: Lokomotorische Aktivität von
Astronotus

- a) 12.70 - 2.71, $n = 9$, $\bar{x}$ von
2 Jungtieren, ca. 5 cm
lang (+ jeweils 3 etwa
gleich große und gleich-
altrige Exemplare im Becken)
- b) 3.71 - 5.71, $n = 8$, $\bar{x}$ von
2 Jungtieren, ca. 6 cm
lang (+ jeweils 3 etwa
gleich große und gleich-
altrige Exemplare im Becken)
- c) 6.71 - 8.71, $n = 6$, $\bar{x}$ von
2 Jungtieren, ca. 8 cm
lang (+ jeweils 3 etwa
gleich große und gleich-
altrige Exemplare im Becken)

Lokom Aktivitat
(in %)



Lokom Aktivität
(in %)



Lokom Aktivität
(in %)

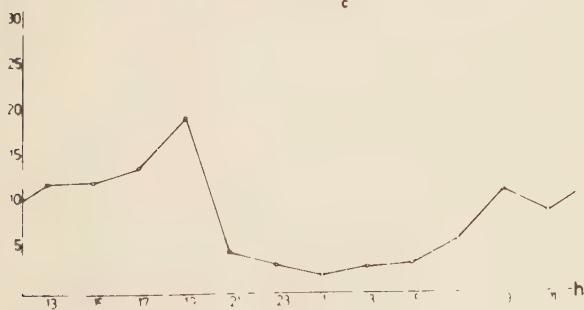


Abb.32: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Astronotus

7-cm-Tier (+ 2 gleich große Exemplare)

- a) Hohe Tagaktivität
(16.2.72/13.00-14.00 h)
- b) Geringe Nachtaktivität
(16.2.72/04.00-05.00 h)

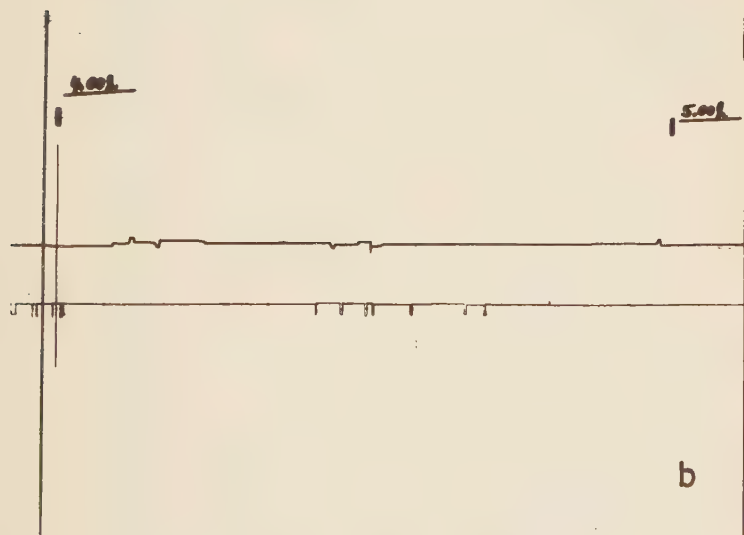


Abb.33: Lokomotorische Aktivität von
Astronotus im Dauerhell (LL)

7-cm-Tier (+ 1 gleich großes Exemplar)

LD = Durchschnittliche Aktivitäts-

$\bar{x}_4$. verteilung in der ersten April-
hälfte 1972 unter normalen

Licht-Dunkel-Bedingungen (12:12)

LL-Beginn: 11.4./18.00 h

LL-Ende: 29.4./18.00 h

LD = wieder normale Licht-Dunkel-

Bedingungen (12:12) ab 30.4./18.00 h

1 3 5 7 9 11 13 15 17 19 21 23 h



11/4.

12.

13.

14.

15.

16.

17.

18.

19.

20.

21.

22.

23.

24.

25.

26.

27.

28.

29.

30/4.

1/5.

LD

Abb.34: Lokomotorische Aktivität von
Astronotus im Dauerdunkel (DD)

15-cm-Tier (+ 4 etwa gleich große
Exemplare)

LD = Durchschnittliche Aktivitäts-
 $\bar{x}_7$. verteilung in der ersten Juli-
hälfte 1971 unter normalen Licht-
Dunkel-Bedingungen (12:12)

DD-Beginn: 14.7./10.00 h

DD-Ende: 1.8./12.00 h

LD = wieder normale Licht-Dunkel-
Bedingungen (12:12) ab 2.8./08.00 h

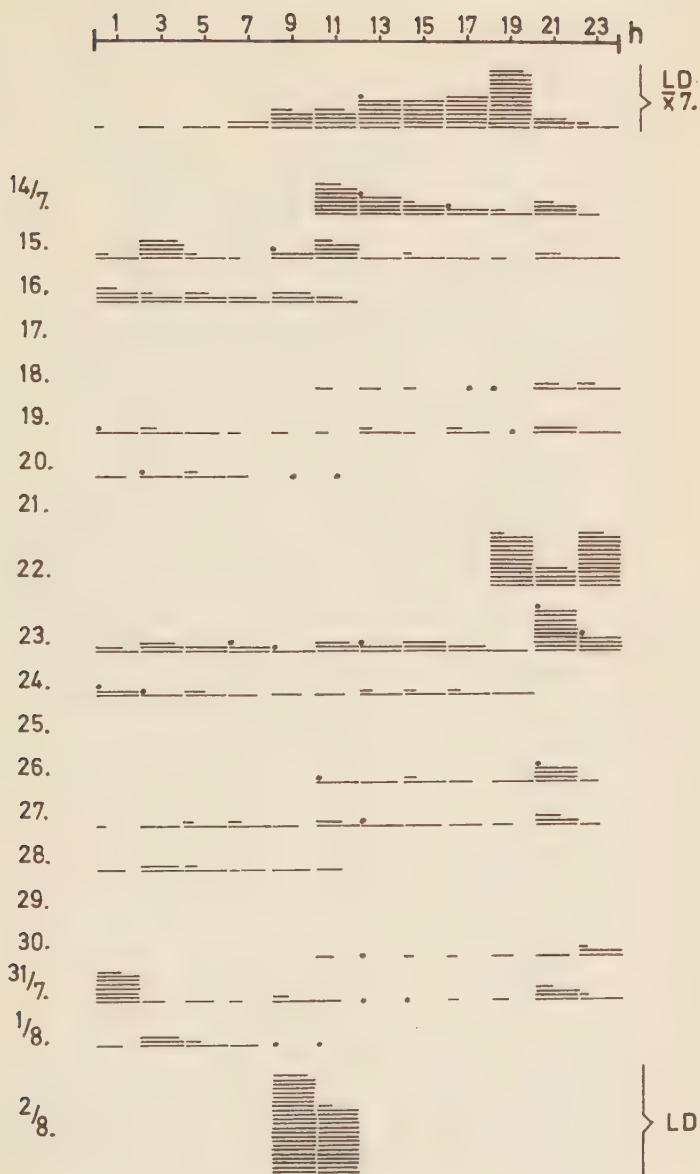


Abb. 35: Atemfrequenz von Astronotus

- a) 2.70 - 3.70, 4-5 cm lange Jungtiere zusammen
Tier No. 1, n = 20
+--- --+ Tiere No. 2/3, n = 40
●-----● Tier No. 4, n = 20
- b) 5.70 - 6.70, 5-6 cm lange Jungtiere zusammen
Tiere No. 1, 2 und 4
Jeweils n = 20
- c) 8.70 - 9.70, 5-8 cm lange Jungtiere zusammen
Tiere No. 1, 2 und 4
Jeweils n = 20
- d) 11.70 - 12.70, zwei 6-9 cm lange Tiere zusammen
Tiere No. 2 und 4
Jeweils n = 20

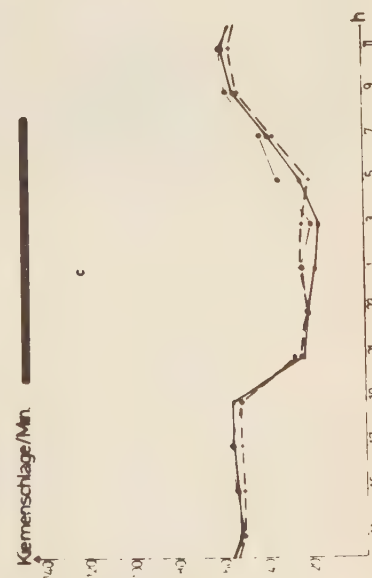
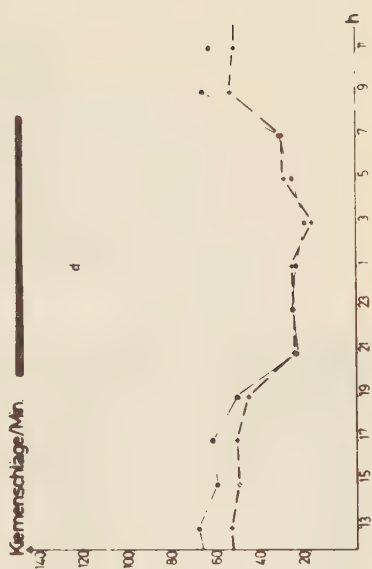
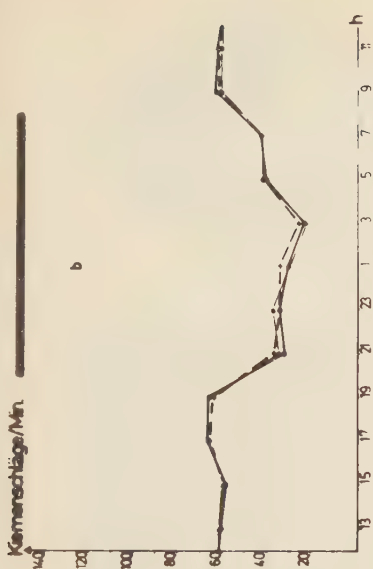


Abb.36: Pfauenaugenbuntbarsch
Astronotus ocellatus (Cuvier, 1829)

- a) Relativ einfarbig und
frei schwimmend
- b) Mit Kontrastfärbung, aus der
Ruhelage am Boden aufgestört
- c) Seitliche Schräglage am Boden



(9) Felsenkammbarsch

Crenicichla saxatilis (Linnaeus, 1758)

In die Versuche kamen Jungtiere noch unbestimmten Geschlechtes um 7 cm Länge, dazu ♂♂ und ♀♀ bis zu etwa 15 cm. Die Tiere wurden stets in Gesellschaft von Artgenossen gehalten. Die Registrierung der lokomotorischen Aktivität, Atemfrequenzmessungen und Verhaltensbeobachtungen werden im folgenden über einen ganzen Jahreszeitraum wiedergegeben.

a) Locomotorische Aktivität

Der Felsenkammbarsch ist weitgehend lichtaktiv (Abb. 37a-d). Ein z. T. starker Aktivitätsanstieg während der Morgendämmerung ist ebenso charakteristisch wie eine z. T. rasche Aktivitätsverminderung nach Ausschalten der Hellphase. Abb. 38 zeigt, wie der Fisch bereits in der Dämmerungsphase bei geringer Helligkeit voll mit Aktivitätsaufnahme auf das Licht anspricht. Die verhältnismäßig hohe Aktivität schwankt in der Hellperiode das ganze Jahr über etwa um 15 %. Die Hellaktivität zeigt eine Zweigipfligkeit, wobei einerseits ein erstes deutliches Maximum in den Vormittagsstunden liegt (Abb. 37a,d), ein Nebenmaximum in der Nachmittags- bzw. Abendzeit; andererseits liegen die Verhältnisse in etwa umgekehrt (Abb. 37b,c), mit geringem Frühgipfel und höherem Nachmittags-Abendgipfel. Die Werte während der Dunkelzeit sind sehr ausgeglichen und liegen teilweise weit unter 5 %.

Bei gleichbleibenden Bedingungen sind - unter Berücksichtigung der Individualität jedes älteren Tieres - keine Unterschiede in der Aktivitätsrhythmik bei ♂♂ und ♀♀ festzustellen. Das Aktivitätsmuster zeigt im Jahresverlauf eine relative Konstanz.

b) Atemfrequenz

Die Kurven in Abb. 39a-d zeigen generell in den Tagesstunden höhere Frequenzwerte als in den Nachtstunden. Sie weisen ebenso wie die Aktogramme *C. saxatilis* als vorwiegend hell-

aktiv aus. Die Atemfrequenz unterliegt in der Hellzeit keinen großen Schwankungen. Die Anzahl der Kiemenschläge/Min. bewegt sich ca. bei 70 - 80. Eine Zweigipfligkeit im Kurvenverlauf ist aus diesen Messungen nicht zu ersehen. Nach Eintritt der Dunkelheit sinken die Werte mehr oder minder gleitend ab und steigen in umgekehrter Weise etwa nach 3.00 h, also noch in der Dunkelheit, zum Morgen hin wieder an. Die Kiemenschläge/Min. können während der Nacht bis auf 30 sinken. Zur Ruhephase ist vergleichsweise die Atemfrequenz in der Aktivphase um etwas mehr als 50 % im Durchschnitt erhöht. Prinzipielle oder wesentliche Unterschiede sind in der Jahresperiodik nicht zu erkennen. Das fortschreitende Alter der Jungtiere ist wohl hauptsächlich maßgebend für einige kleine Veränderungen im Kurvenverlauf. Abb. 39b vergleicht ein α -Tier mit vier anderen gleichaltrigen Jungtieren. Der Kurvenverlauf ist nahezu identisch; die Werte des dominierenden größten Tieres liegen nur geringfügig, aber stets unter denen der Unterlegenen.

c) Verhalten

Tags: Jungtiere stehen mehr oder minder getrennt im freien Wasser, aufmerksam, Futter aufnehmend, schwimmaktiv, z. T. zusammen. Nur bedingt untereinander verträglich. Noch keine festen Standorte. Mit zunehmendem Alter stehen sie lauernd frei über dem Boden, auch darauf aufgestützt, in Verstecken, verhalten sich individueller. Kurze Attacken auf schwächere Artgenossen. Ansprechbar auf äußere Reize schon geringer Intensität. Die Tiere gähnen regelmäßig. Älter werdend, operieren die Fische meist aus der Deckung heraus: Beutefang und wieder zurückkehren ins Versteck. Bei Fütterung fast keine Aggressionen untereinander (Erst das Futter, dann der Artgenosse!). Haben die Barsche gefressen, zeigen sie ebenfalls wenig Aggressionen. Dann sieht man bei ihnen ähnliche Stellungen und Verhaltensweisen wie zu Zeiten intensiver nächtlicher Ruhe. Abb. 40 zeigt *Crenicichla saxatilis*.
Nachts: die Ruheperiode von *C. saxatilis* fällt in die Dunkelheit. Die Intensität der Ruhe ist abgestuft. Im Prinzip

kann man sie mit dem Kurvenverlauf der Atemfrequenzen bzw. der lokomotorischen Aktivität vergleichen. Oft stehen die Fische frei, aber gedeckt und ruhig im Wasser, liegen aufgestützt am Boden, in Höhlen, unter Wurzeln und Steinen, zwischen Pflanzen, z. T. seitlich angelehnt, die Flossen bewegungslos. Während Jungtiere noch keine festen Ruheplätze haben und manchmal zu mehreren in einem Versteck angetroffen werden, ruhen Altfische einzeln. Ein im Becken herrschender Felsenkammbarsch konnte es sich leisten, nur frei auf dem Boden liegend, zu ruhen, während die anderen sich versteckten. Ein älteres ♂ bewohnte tags eine geräumige Höhle, nachts bezog es oft eine naheliegende "eng anliegende" Schlafhöhle am Boden. Je nach Ruheintensität zeigen die Fische wenige bis keine Reaktionen auf Licht, Geräusche und Erschütterungen. Futter wurde nicht angenommen; Gähnen war nicht zu beobachten. In der tiefen Ruhephase, ca. zwischen 0.00 und 3.00 h, erfolgt fast keine Reizaufnahme, die Dorsale bleibt angelegt, keine Ortsveränderung oder noch mehr in Deckung gehend. In den flachen Ruhephasen sind die Fische reaktionsbereiter. Sie verbergen sich bei Störungen, bei optischen vor allem im Lichtschatten. Bei Belichtung von oben und keinen Versteckmöglichkeiten drücken sie sich flach auf den Boden. Sie zeigen dabei keine Schreckreaktion und sind nicht desorientiert. Reaktionsbereitschaft und Aggressionsbereitschaft hängen eng zusammen. Keine wesentlichen Farbänderungen. Nach Einschalten der Morgendämmerung kann man beobachten, wie die Fische zuerst unruhig am Platz verharren, dann werden die Flossen gespreizt, wieder entspannt, ganz tiefe Atemzüge wechseln mit schneller oberflächlicher Atmung. Nach wenigen Minuten langsames Übergehen zum Tagverhalten. Prinzipiell keine Unterschiede im Jahreszyklus. Alter und Stärke der Tiere in Gemeinschaft variieren das Ruheverhalten.

Zusammenfassung

1) Beim Felsenkammbarsch (*Crenicichla saxatilis*) wird ein

Wechsel von Aktivität und Ruhe registriert. Er ist hellaktiv. Der Aktivitätsrhythmus ist diphasisch; Haupt- und Nebenmaxima sind zu unterscheiden. Die durchschnittliche Aktivität beträgt in der Hellperiode 15 %, während der Dunkelzeit sinkt sie unter 5 %.

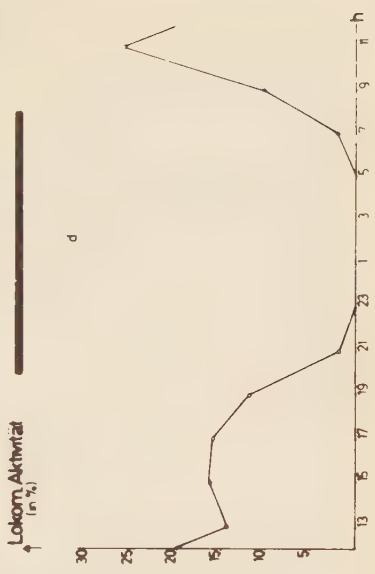
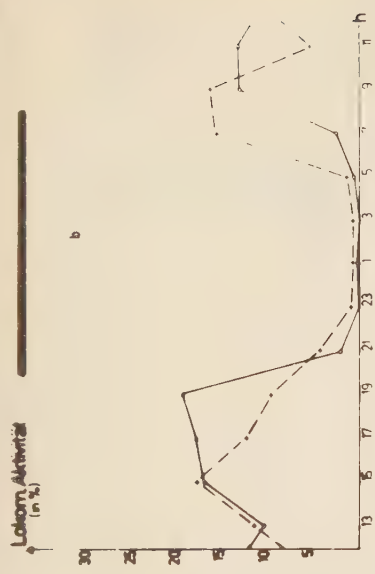
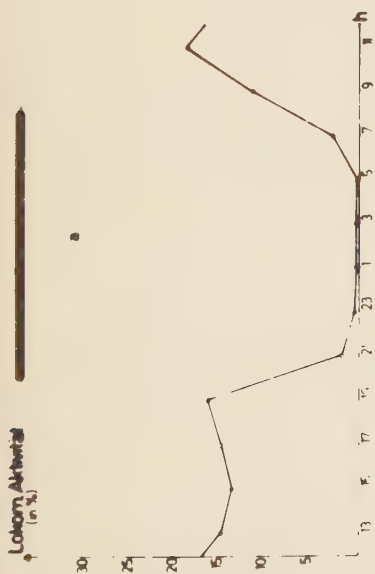
2) Die Messungen der Atemfrequenz bestätigen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Aktivperiode läßt sich hieraus nicht erkennen. Im Vergleich zur Ruhephase ist die Atemfrequenz während der Aktivzeit um mehr als 50 % im Mittel erhöht.

3) Die Ruheperiode liegt in der Dunkelheit. Die Fische verstecken sich am Boden. Keine markanten Farbwechsel.

4) Prinzipiell keine Unterschiede innerhalb der Jahresperiodik. Alter, soziale Stellung und Individualverhalten können die generellen Ergebnisse nur unwesentlich beeinflussen.

Abb. 37: Lokomotorische Aktivität von Orenicichla saxatilis

- a) 12.71 - 2.72, n = 9, 15 cm langes ♂
 (+ 3 ♀♀ im Becken, ca. 8 cm lang)
- b) +--- -- + 3.71 - 5.71, n = 6
 10,4 cm langes ♀ (+ 3 etwa gleich große ♀♀)
 0-----o 3.72 - 5.72, n = 6
 15 cm langes ♂ (+ 3 ♀♀ im Becken, ca. 8 cm lang)
- c) 6.71 - 8.71, n = 9, 9 cm langes ♀
 (+ 3 etwa gleich große ♀♀)
- d) 9.71 - 11.71, n = 6, ca. 15 cm langes ♂
 (+ 3 ♀♀ im Becken, ca. 8 cm lang)



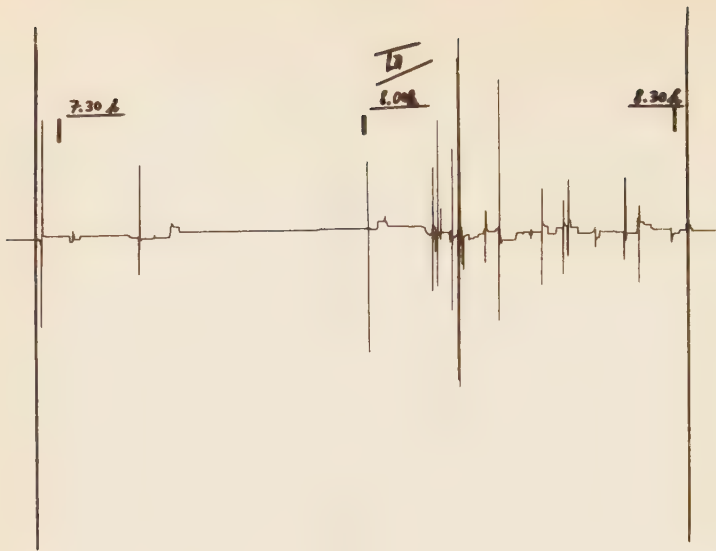


Abb.38: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Crenicichla saxatilis

15 cm langes ♂ (+ 3 ♀♀ im Becken,
ca. 8 cm lang)

"Licht-an" (13.12.71/07.30-08.30 h)

Abb. 39: Atemfrequenz von Grenioichla saxatilis

- a) 11.70 - 1.71, $\bar{x}$ von 5 Jungtieren, $n = 30$
- b) 2.71 - 4.71, $\bar{x} = \bar{x}$ von 4 Jungtieren, $n = 30$
 $+ \text{---} \text{---} + = 1$ über die 4 anderen herrschendes
 Jungtier gleichen Alters, $n = 20$
- c) 5.71 - 7.71, $\bar{x}$ von 3 Jungtieren, $n = 30$
- d) 8.71 - 10.71, $\bar{x}$ von 2 Jungtieren, $n = 20$

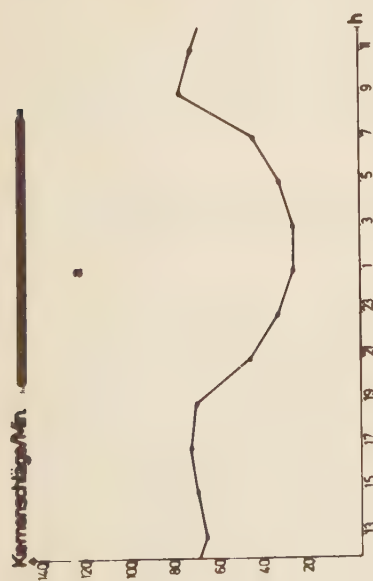
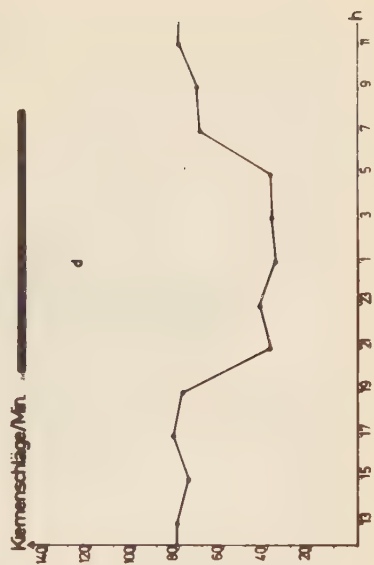




Abb.40: Felsenkammbarsch

Crenicichla saxatilis (Linnaeus, 1758)

(10) Pfauenaugenkammbarsch

Crenicichla lepidota Heckel, 1840

Die zwei Exemplare, Jungtiere von etwa 10 cm Länge und noch nicht individuell in ihrem spezifischen Verhalten, dienten dem Vergleich mit den Ergebnissen von *Crenicichla saxatilis*. Die lokomotorische Aktivität wurde über drei Monate registriert; zwei spezifische Aktrogrammuster werden wiedergegeben. Atemfrequenzmessungen wurden nicht vorgenommen, ebenso keine besonderen Verhaltensbeobachtungen über längere Zeit protokolliert.

a) Locomotorische Aktivität

Der Pfauenaugenkammbarsch ist nach den Aufzeichnungen von November - Januar (Abb. 41) stark lichtaktiv, im Mittel bei 15 %. Die Locomotorik in der Dunkelpphase liegt im Durchschnitt unter 5 % und ist sehr gleichmäßig. Ein starker Aktivitätsanstieg ist während der Morgendämmerung zu beobachten. Das Hauptmaximum liegt in den Vormittagsstunden. Addiert man das kleinere Abendmaximum (= Nebenmaximum), so ergibt sich eine deutliche diphasische Periodik. Nach der Abenddämmerung sinkt die Aktivität schnell wieder ab. In Abb. 42a-b sind Beispiele hoher Tagaktivität und sehr geringer Nachtaktivität wiedergegeben.

b) Atemfrequenz

Messungen wurden bei den Tieren nicht vorgenommen.

c) Verhalten

Das allgemeine Verhalten ist dem bei *Crenicichla saxatilis* beschriebenen sehr ähnlich. Ebenso wird die nächtliche Ruheperiode frei über dem Grund, in Deckung stehend oder auf liegend auf dem Boden verbracht. Auch thigmotaktische Stellungen kommen vor. Nur ganz junge Tiere ruhen noch zusammen, ältere stets getrennt. Die Färbung von *C. lepidota* ist äußerst variabel und auch während der abgestuften Ruhephasen in der Dunkelheit sehr unterschiedlich. Abb. 43 zeigt *Crenicichla lepidota*.

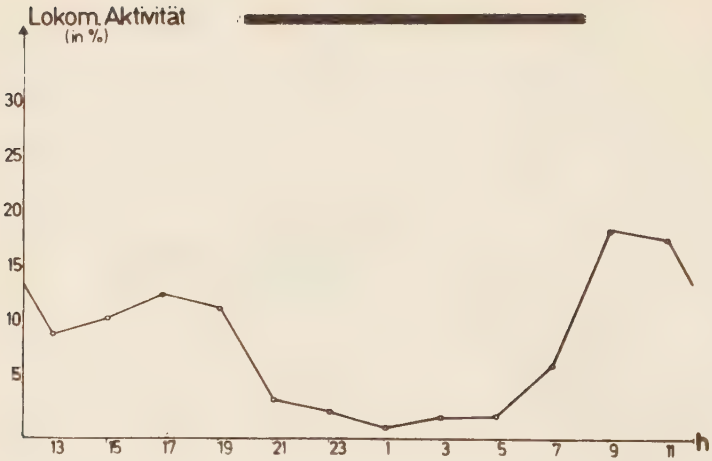


Abb.41: Lokomotorische Aktivität von
Crenicichla lepidota

11.71 - 1.72

10-cm-Tier (+ 1 etwa gleich großes
und gleichberechtigtes Tier im Becken)

n = 5

Abb.42: Registrierung der lokomotorischen
Aktivität von Crenicichla lepidota

10-cm-Tier (+ 1 etwa gleich großes
und gleichberechtigtes Tier im Becken)

- a) Hohe Tagaktivität
(25.11.71/16.00-17.00 h)
- b) Geringe Nachtaktivität
(25.11.71/23.00-24.00 h)

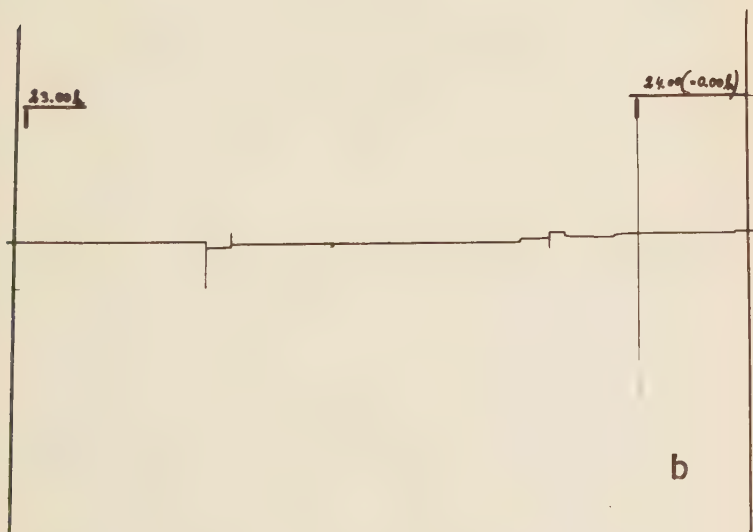
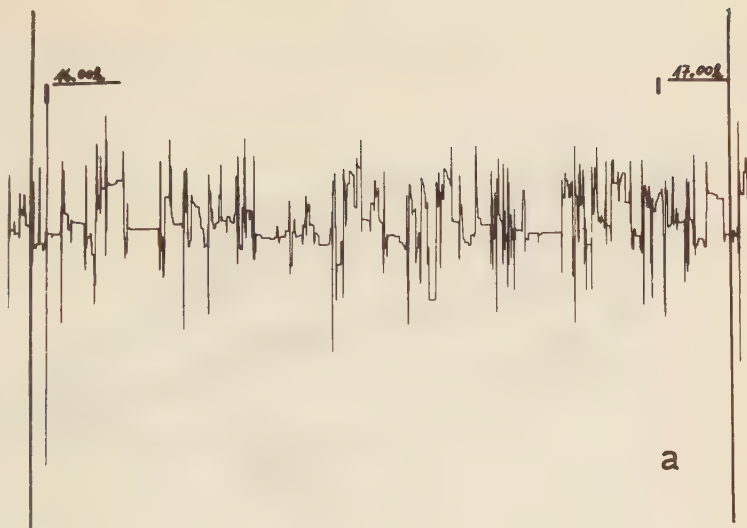




Abb.43: Pfaunenaugenkammbarsch
Crenicichla lepidota Heckel, 1840
Geschlechtsreifes ♀ am Tage

II. Teil: Zum Ruheverhalten anderer Fische

Die frühere Anschauung, daß Fische überhaupt nicht schlafen, ist um so erklärlicher, wenn man bedenkt, daß das eigentliche Zeichen festen Schlafes, das geschlossene Auge, bei den meisten Fischen fehlt. Heute wissen wir - und das ist ebenfalls im ersten Teil der Ergebnisse bei den untersuchten Cichliden deutlich geworden -, daß auch Fische feste Ruheperioden haben, die sich in den Tagesrhythmus einer jeden Art einschließen. Der Schlaf dieser Wassertiere ist sicherlich nicht unbedingt vergleichbar mit dem menschlichen Schlaf. Auch scheint das Schlafbedürfnis ein weit geringeres zu sein als das anderer Wirbeltiere; unter Umständen reichen wenige Minuten Ruhe am Tage. Die Ruheperiode ist bei den einzelnen Fischen verschieden lang und zeitlich unterschiedlich verteilt. Die Unterschiede ergeben sich nicht allein aus den Fischarten, sondern aus Besonderheiten in Ökologie und Lebensweise. Viele Fische befinden sich entweder bei Tage, wenn es sich um nächtlich lebende Arten, oder bei Nacht, wenn es sich um Tagfische handelt, in einem Zustand stark herabgesetzter Reaktionsfähigkeit. Die meisten Fische zeigen dann ein für sie typisches Ruheverhalten, wobei bestimmte Ruhestellungen eingenommen werden. Hauptsächlich mitentscheidend ist dabei in ökologischer Beziehung das Verhältnis Fisch - Substrat.

Im folgenden will ich Ergebnisse aus Freiland- und Aquarienbeobachtungen wiedergeben. In bezug auf die Entfernung zum Substrat, in der sie die meiste Zeit verbringen, lassen sich die Fische in vier große Gruppen einteilen:

- 1) Fische des Hochsee-Pelagials (Epipelagial)
- 2) Fische des Küsten-Pelagials
- 3) Suprademerse (bodennah schwimmende) Fische
- 4) Demerse (am/im Substrat lebende) Fische

Diese Unterscheidung gilt ursprünglich für marine Formen;

ohne weiteres können bei der hier behandelten Problematik aber auch einige Fische aus Binnengewässern angeführt werden. Sie sind in das entsprechende Kapitel mit eingegliedert. Daß es weiterhin Übergangsformen, Ausnahmen, Sonderstellungen etc. zwischen und innerhalb der vier Gruppen gibt, soll nur der Vollständigkeit halber erwähnt werden. Die vier Bereiche sind jeweils durch einige typische Fischfamilien vertreten, die die Problematik des Ruhens und die Verwirklichung dort deutlich machen sollen.

1) Das Hochsee-Pelagial (Epipelagial)

Die Fische dieser Kategorie leben normalerweise weit vom Lande entfernt im Bereich bis zu etwa 200 m Tiefe. Sie kommen teils regelmäßig, teils zufällig in die Nähe der Küsten, haben aber in bezug auf Verstecken, Ruhen oder Schlafen keine Beziehungen zum Substrat. Bei großen Tiefe- und Druckunterschieden ist es ihnen nicht möglich, bis auf den Grund der Gewässer abzutauchen. Sie müssen daher auf eine feste Unterlage verzichten und frei im Wasser ruhen.

Belonidae = Hornhechte

Fressen am Tage in Küstennähe knapp unter der Wasseroberfläche in kleinen Rudeln.

Bei Nacht mit nur wenig Bewegung in den gleichen Wasserschichten.

Cetorhinidae = Riesenhaie

Planktonfresser; im Sommer in oberen Wasserschichten. Bei schönem und sonnigem Wetter kann man den Fisch an der Wasseroberfläche stundenlang und völlig bewegungslos treiben sehen, wobei Rückenflosse und ein Teil des Rückens aus dem Wasser ragen. Manchmal ruht er auch auf der Seite oder sogar auf dem Rücken liegend, den Bauch nach oben gewendet. Bei einiger Vorsicht kann man sich dem Tier bis zur Berührung nähern. Es hat praktisch keine Feinde.

Ähnliches Verhalten wird vom Sonnenfisch (Mola), einigen tropischen Rochen und Seebrassen berichtet. Die Reizempfindlich-

keit ist während dieser Periode stark herabgesetzt, die Fluchtdistanz vermindert.

Gadidae = Dorsche

Der Köhler (*Pollachius virens*), Schwarmfisch nördlicher Meere, lebt sowohl in größeren Tiefen als auch in Oberflächennähe. Er vollzieht tagesperiodische Vertikalwanderungen. Geschlechtsreife und ältere Tiere steigen zur Zeit der Abenddämmerung vom Grund in etwa 150 m Tiefe langsam auf und sammeln sich während der Nachtstunden in mittleren Wasserschichten bei 50 m Tiefe. Gegen Morgen gehen sie wieder abwärts. Jüngere, noch nicht geschlechtsreife Fische verhalten sich oftmals umgekehrt; sie stehen tags in höheren Wasserschichten und gehen zur Nacht tiefer. Dieses höher und tiefer Stehen im Rhythmus von Tag und Nacht ist im wesentlichen durch das Lichtpräferendum der Fische und das Vorhandensein von Nahrungsorganismen bedingt.

Gleiche Resultate liegen von anderen Gadiden vor, z. B. dem Blauen Wittling (*Micromesistius poutassou*), Schellfisch (*Merluccius aeglefinus*) und Kabeljau (*Gadus morhua*). Offenbar ruhen diese Fische während einer langsameren Bewegungsphase schwimmend bei Nacht. Erste Anhaltspunkte geben dafür Reaktionsunterschiede bei Tag und Nacht auf Fischereifahrzeuge und Fanggeschirre. Während der Dunkelphase reagierten die Fische am wenigsten.

Russische Fischereibiologen beobachteten bei einem 600-m-Tauchgang mit einem Unterwasserfahrzeug in der Barentssee Schellfische und Dorsche, die einzeln oder in Gruppen, mit dem Kopf gegen die Strömung gerichtet, frei im Wasser ruhten. Sie reagierten weder auf Licht noch auf Geräusche.

Ähnliche erste Ergebnisse liegen aus Analysen von Echolotaufzeichnungen und kommerziellen Fängen für die Freß- und Laichperiode sowie die Winterruhe einiger Dorschartiger vor, die innerhalb des Jahreszyklus mit Horizontalwanderungen verbunden sind.

Clupeidae = Heringsfische

Schwarmfische in allen Weltmeeren.

Der Hering (*Clupea harengus*) steigt jeden Abend vom Meeresgrund, wo er mit Grundschnepnetzen am Tage gefangen wird, auf und zieht in großer Individuenzahl dicht unter der Oberfläche. Noch vor Morgengrauen verschwinden die Tiere wieder in der Tiefe. Die Nachtzeit bringt der Hering in höheren Wasserschichten mit Schwimmen, Fressen und Wandern zu, tagsüber hält er tiefer stehend Ruhe. Seine Ruhephase verbringt er also auch, nur bei verminderter Aktivität, frei im Wasser. Abweichende Lichtverhältnisse können selbst diesen täglichen Rhythmus sofort umstimmen.

Ist es neblig, so können die Heringe auch am Tage im Pelagial oder unter der Oberfläche beobachtet werden, während sie bei Mondlicht näher zum Boden stehen. Oft werden Heringsschwärme an sonnigen Tagen auch unter der Wasseroberfläche gesichtet. Die Ursachen für dieses Verhalten, registriert im Nordwest- sowie Nordostatlantik, sind unbekannt (SCHUBERT, 1966).

Auch ist noch weitgehend ungeklärt, wann und warum die Schwarmverbände im Tagesrhythmus Auflösungstendenzen zeigen. Es gibt bisher sehr konträre Ergebnisse. Einerseits wurde beobachtet, wie sich der Schwarmzusammenhalt bei Nacht unterhalb von 0,1 Lux auflöste, andererseits ortete man nächtliche Konzentrationen von Vorlaichern an der Oberfläche. Typische Schwarmformen sind laut einigen Messungen vornehmlich während der Ruhephase zu beobachten. Wanderschulen von regelmäßiger Form behalten diese auch nachts bei. Welche Sinnesorgane dem Hering nachts eine Orientierung ermöglichen, ist noch ungeklärt. Er reagiert auf jeden Fall nachts auf das Fanggeschirr fast in gleicher Weise wie am Tage. Für optisch ausgelöste Reaktionen sind die hierbei festgestellten Entfernungen viel zu groß. Wahrscheinlicher ist eine Orientierung mit Hilfe des Seitenlinienorgans oder des Gehörs.

Von Mitternacht bis zum Morgen, besonders nachts zwischen 2 und 4 Uhr, zeigten Heringe auf der George Bank wenige bis keine

Fluchtreaktionen. Während der täglichen Vertikalwanderungen in der Morgen- bzw. Abenddämmerung sind die Heringe viel reaktionsempfindlicher (MOHR, 1969).

Die Komplexität von Tages- und Jahreszeit, Rasse, Alter, physiologischen Bedingungen und hydrographischer Situation dürfte vor allem verantwortlich sein für die unterschiedlichen Verhaltensweisen.

Russische U-Bootbeobachtungen an Winterheringen im Nordatlantik zeigten, daß Heringe nachts zeitweise in einen lethargischen Zustand fielen. Dabei standen sie verschieden schief zur Waagerechten, manche geradezu senkrecht, lagen teilweise auf der Seite oder selbst mit dem Bauch nach oben. Sie reagierten nicht auf das Scheinwerferlicht oder sonstige Störungen. Im letzten Abschnitt der Nacht, noch vor Tagesanbruch, verringerte sich die Anzahl der dösend im Wasser hängenden Fische; sie begannen den Scheinwerfern zu entfliehen und wechselten gegen Morgen in tieferes Wasser.

Neben diesen lethargischen Heringen wurden zur gleichen Zeit per Echolot andere, kleine, sehr aktive Gruppen festgestellt.

Andere Heringsfische wie Sprotte, Sardine und Sardelle lockern beim nächtlichen Fressen ihre dichten Schwarmformationen. Tags stehen sie dichter. Die Ruhephase wird bei wenig Bewegung im freien Wasser verbracht. Dauerschwimmer der Hochsee, die in ihren Bewegungen niemals ruhen, gehören zu den Makrelen (Scombridae), Stachelmakrelen (Carangidae), Thunfischen (Thunnidae) und Haien (Carcharhinidae).

Aus Binnengewässern sind der Gabelbärtige Messerfisch (*Osteoglossum bicirrhosum*) aus Südamerika und die Störe (Acipenseridae) zu nennen.

Fische dieser Familien schwimmen vermutlich selbst im Schlaf. Wann sie eigentlich schlafen und wie groß ihre Ruhebedürftigkeit ist, blieb bisher unbekannt.

Dagegen kann das Ruheverhalten von Jungfischen dieser Arten z. T. ganz anders sein. Junge Stöcker der Gattung *Trachurus*

zum Beispiel von 1 - 3 cm Länge leben tagsüber in unmittelbarer Nähe von Quallen. Bei Gefahr am Tage und zur nächtlichen Ruhe suchen sie die schützenden Partien dieses nesselnden und schwimmenden Stückes Substrat auf. Sie verankern sich dabei in der Regel zwischen den Mundtentakeln unter dem Glockenrand, senkrecht stehend, den Kopf nach oben, oder verkriechen sich in die Genitalhöhle. So lassen sich die Fische passiv tragen. Die Fluchtbereitschaft ist gering.

2) Das Küsten-Pelagial

Hierher gehören pelagische Fische, für die das Substrat als Futterplatz an Bedeutung gewinnt. Bei Gefahr und zum Ruhen schwimmen sie in der Regel aber wieder ins freie Wasser oder entlang des Bodens, ohne sich darin zu verbergen. Doch gibt es erste Übergangsformen, die in den Hartbodenstrukturen des Substrats Verstecke und Ruheplätze einnehmen.

Atherinidae = Ährenfische

Schwarmfische im freien Wasser und in Bodennähe, in allen Tiefen von 0 - 10 m. Stehen am Tage oft fast völlig bewegungslos im sonnendurchfluteten Oberflächenwasser. Die einzelnen Individuen eines Schwarms sind relativ nahe beieinander als geschlossener Verband in einer Tiefenregion.

Bei Nacht stehen die Fische ganz lose und breit verteilt von der Oberfläche bis zum Grund und fressen Plankton. Der Individualabstand ist auffallend größer als am Tage. Im Lichtkegel verharren sie regungslos; die Fluchtdistanz ist gering. Ruht im freien Wasser stehend.

Mugilidae = Meeräschen

Schwarmfisch; kleine Trupps unterschiedlicher Anzahl, aber gleicher Größe schwimmen tagsüber ein weites Gebiet ab und weiden vom Substrat dicht unter der Wasseroberfläche. Bei Gefahr am Tage und während der Nacht werden keine Verstecke aufgesucht. Die Tiere stehen dann frei und ohne viel Bewegung nahe der Oberfläche. Auf Licht wird sofort mit leichter loko-

motorischer Aktivität reagiert.

Sphyraenidae = Pfeilhechte

Der Barrakuda lebt einzeln, in kleinen Trupps und auch in größeren Schulen räuberisch in tropischen Meeren über Sand-, Detritus- und Korallengründen.

Er ruht meist bei Tage für kurze Zeit, frei im Wasser stehend, wobei ein Farbwechsel eintreten kann (Abb. 44a,b).

Centracanthidae = Schnauzenbrassen

Schwarmfisch des freien Wassers; steht über Seegraswiesen oder auch in größerer Entfernung vom Ufer. Ohne feste Beziehung zum Boden. Keine Verstecke. Bei Nacht im freien Wasser relativ ruhig stehend.

Sparidae = Meerbrassen

Schwarmfische vieler Gattungen mit sehr unterschiedlichem Verhalten und Beziehungen zum Substrat.

Die Goldstrieme (*Boops salpa*) weidet am Tage im Seichtwasser sonniger Ufer den Aufwuchs ab. Sie flüchtet nie in ein Versteck und ist auch nie in einem Schlupfwinkel zu sehen.

Nachts frei im Wasser ruhend; wenig lokomotorisch aktiv.

Oblada melanura kommt neben Fischen der Gattung *Diplodus* am Tage im freien Wasser nahe der Oberfläche und auch tiefer vor. Jungtiere gehen bis in die Brandungszone.

Nachts ist der Fisch mehr substratorientiert und ruht in Höhlen oder unter Steinen frei stehend.

Salmonidae = Lachsfische

Der Lachs (*Salmo salar*), ein anadromer Wanderfisch, hat in der Regel drei große Lebensabschnitte:

1) Jugendzeit im Binnengewässer

In den z. T. schnellströmenden Bach- und Flußläufen müssen diese Fische Ruheperioden einlegen. Sie tun es, indem sie den Kopf stromaufwärts richten und sich dicht am Boden in der schwächsten Strömung halten. Während sie durch ständi-



Abb.44: Der Barrakuda (*Sphyraena spec.*),
ein Pfeilhecht

a) Frei schwimmend

b) Frei stehend in Ruhe

ges Aufrücken den Standort halten müssen, scheinen sie doch neue Kräfte zu sammeln. Sie ruhen praktisch während des aktiven Schwimmens.

2) Aufwuchszeit im Meer

Hier bewegen sie sich ausschließlich im freien Wasser, vorzugsweise in den oberen Schichten. Offenbar ist ihr Standort aber nicht auf eine bestimmte Tiefe beschränkt. Tages-, Jahreszeit und Alter können bestimmende auslösende Faktoren für vertikale Wanderungen sein, die erste Anhaltspunkte liefern für die Ermittlung der Ruhephase, die auf jeden Fall ebenfalls von den Fischen frei im Wasser schwimmend, verbracht wird.

3) Laichwanderung vom Meer zu den Geburtsplätzen im Binnengewässer

Wo und ob sich überhaupt bei diesem kräftezehrenden und monatelangen Flußaufstieg eine Ruhephase in den täglichen Rhythmus einschleibt, ist ebenso unbekannt wie das Ruheverhalten des umgekehrt ziehenden Aals (*Anguilla anguilla*), eines katadromen Wanderfisches.

Carcharhinidae = Blauhaie

Für manche pelagischen Haie dieser Familie sind küstennahe Bereiche interessant zum Futtererwerb. So ist der Sambesi-Hai, der sogar bis in Flußmündungen Südafrikas geht, am aktivsten, wenn sich aus den Zuflüssen Schlammwasser ins Meer ergießt. Diese Haie haben ihren eigenen Tagesrhythmus, wobei sie meist nächtlich aktiv sind, in sehr seichtes Wasser kommen und nahe am Ufer nach Futter suchen. Tagesrhythmus und individuelles Verhalten verändern sich im jahreszeitlichen Wechsel. Bei Winterwetter sinkt die Tagesaktivität ab, die Haie reagieren langsamer auf Reize, während sie bei heißem Wetter, Hunger und sexueller Erregung sehr viel aktiver sind. Sie gehören ebenfalls zu den Dauerschwimmern, ruhen nicht im Seichten auf dem Grund, sondern schwimmen im freien Wasser, wobei sie bisweilen unempfindlich gegen äußere Reize zu sein scheinen.

Pomacentridae = Riffische

Die Fische dieser Familie gehören eigentlich in der Hauptsache zu den bodennah lebenden. Ich möchte dennoch an dieser Stelle einen Vertreter aufführen, den Mönchsfisch (*Chromis chromis*). Er frißt tags in lockeren Schwärmen bei relativ großem Individualabstand im freien Wasser in verschiedenen Tiefen Planktonorganismen.

Bei Dämmerungseintritt am Abend ziehen sich die Fische zu den Felsen, Seegraswiesen und zum Boden hin zurück, wo sie schließlich nachts in kleinen Höhlenschlupfwinkeln, zwischen den Seegrasbüscheln und unter Steinen freistehend ruhen. Bei Gefahr innerhalb der kritischen Distanz ist am Tage ebensolches Verhalten zu beobachten.

Apogonidae = Kardinalfische

Gleichfalls sollen hier Schwarmfische der Gattung *Apogon* genannt werden. Sie stellen, wie die eben besprochenen Pomacentridenart, einen Übergang zu den bodennah lebenden Formen dar. Den Tag verbringen sie inaktiv, frei im Dunkel von Höhlen oder unter Steinen stehend. Nächtlich sind die Tiere im Freiwasser aktiv, fressen dort und am Boden. Farbunterschiede während der nächtlichen Aktivphase und der inaktiven Tagesperiode sowie einen periodisch schwankenden O_2 -Verbrauch ermittelte auch LIVINGSTON (1971) in Freilandbeobachtungen und Laborexperimenten.

3) Suprademerse Fische

Die in diesem Abschnitt behandelten Fische sind dem Boden durch Futtersuche, Ablachen und vor allem durch die Nutzung der gebotenen Versteck- und Ruhemöglichkeiten verbunden. Die sehr unterschiedliche Substratbeschaffenheit drückt sich in der Vielfalt des Ruheverhaltens aus.

Beim Ruhen stehen die Fische unbeweglich im Wasser, lehnen sich an Pflanzen oder Steine, noch häufiger legen sie sich auf den Grund, mit den Flossen aufgestützt, oder verstecken sich

in sehr differenzierten Substratstrukturen. Manche legen sich auf die Seite, den Rücken oder graben sich zum Schlafen in den Untergrund ein.

Die Fische der Binnengewässer bevorzugen Ruhestellungen, frei in Deckung über dem Boden stehend oder aufliegend.

Mullidae = Meerbarben

Fische der Gattung *Mullus* sind tagaktiv am Boden, aber auch frei schwimmend, z. T. in fakultativen Freßgemeinschaften mit Spariden und anderen Fischen. Nachts beziehen sie bodengebundene Ruheplätze, liegen relativ ungeschützt auf flachen Steinen, nicht auf dem Sand. Im Lampenlicht leuchten die Barben zunächst dunkelrot, verfärben sich aber zusehends und nehmen schnell die Farbe des Untergrundes an.

Die meisten Barben der Gattung *Mulloidichthys* bleiben am Tage relativ inaktiv in Schulen, während sie in der Nacht einzeln oder in kleinen Gruppen fressend umherziehen.

Labridae = Lippfische

Sämtlich tagaktive Tiere.

Gattung *Labrus*:

Aktiv in und über Algenwäldern, Seegraswiesen und in der Felsregion.

Je nach Art und Individualgröße wird die Nacht bodengebunden in Höhlen, an Steine gelehnt oder zwischen Pflanzen liegend verbracht. Die Tagesfarben verblassen während der Ruhe.

Gattung *Crenilabrus*:

Sehr an spezifisches Substrat gebundene Fische. Nachts unter Felsen, zwischen Algenbüscheln, Gesteinsbrocken oder Seegrasblättern, wo *C. scina* z. B. kopfabwärts ruht.

Gattung *Labroides*:

Diese Fische gehen am Boden zwischen Korallenstrukturen zur Ruhe und verfertigen mit einbrechender Dunkelheit Schleimhüllen, in denen sie die Nacht verbringen. Der Schleim wird unter heftigen Atembewegungen in der Kopf- oder Kiemenregion erzeugt. Wahrscheinlich dient die Schleimhülle der geruchlichen Tarnung gegenüber nachts aktiven Muränen. Am Morgen ver-

lassen sie mit wenigen kräftigen Schwanzbewegungen vorwärts ihre Hüllen und schwimmen frei über dem Substrat, wo sie z. T. andere Fische putzen.

Gattung *Coris*:

Lippfische, die gesellig und bodennah über verschiedenartigem Substrat leben.

Nachts Ruheplatz im Sand. Durch Drehen auf die Seite und starkes Körperschlängeln gräbt sich der Fisch kopfvoran blitzschnell ein und geht in Seitenlage. Keine festen Schlafplätze. Teilweise verschwinden die Fische völlig im Sand, so daß ihre Lage nur durch die leichte Bewegung des Sandes bei der Atmung zu vermuten ist. Andere Fische lassen das Maul und die Augen noch aus dem Sande heraussehen. Dann konnte beobachtet werden, wie die Tiere im Licht die Augäpfel so weit nach unten drehten, daß die ganze Iris in der Augenhöhle verschwand und man nur Weißes sah. In der Ruhe scheint das ein weitgehender Schutz gegen optische Reize zu sein. Nur bei Ausnahmefällen erfolgt auch am Tage Eingraben in den Sand, bei Flucht im natürlichen Milieu nicht, dann entziehen sich die Fische nur durch geschicktes Wegschwimmen der Gefahr.

Gattung *Thalassoma*:

Gesellig und bodennah lebende Fische, wärmeliebender als die *Coris*-Arten; mehr im Bereich von Gesteins- und Felsformationen. Nachts vollständig im Sand vergraben oder in engen Felspalten als bevorzugtem Ruheplatz. Die Fische bleiben auch dann verborgen, wenn nachts eine Beleuchtung brennt. Manche Arten produzieren zusätzlich Schleimhüllen bei völliger Dunkelheit. Ob *Thalassoma amblycephalus* nachts zwischen den Tentakeln von Riffanemonen ruht, ist mir nicht bekannt. Am Tage benutzten die Fische jedenfalls die Anemonen als Unterschlupf. Die Ruheplätze im Sand und in den Felsen werden bei bestimmten Ursachen auch am Tage aufgesucht.

Gattung *Xyrichtys*:

Tags auf und über Sand- und Schlammboden aktiv. Bei Gefahr und nachts gräbt sich der Fisch blitzschnell kopfvoran in den

Sand ein und ruht dort. Farbunterschiede zwischen Tag und Nacht.

Siganidae = Kaninchenfische

Fische, die in kleinen Rudeln am Tage den Boden in Korallenriffen und zwischen algenbewachsenem Gestein nach Nahrung ab-suchen.

Die Ruheperiode ist während der Nacht. Die Fische stehen zeitweise nur in der Nähe eines Korallenstockes oder einer Felsspalte, ruhen aber auch dort mit Bodenkontakt, oft an den gleichen Plätzen. Wahrscheinlich verfertigen sie ebenfalls Schleimhüllen als nächtlichen Schutz.

Scaridae = Papageifische

Tagaktive Fische tropischer Meere; ältere meist einzeln, jün-gere in kleinen Trupps.

Nachts ruhen die Tiere am Boden liegend. Die großen, alten Fische schlüpfen in schwer zugängliche Höhlen, Korallenlöcher oder Gesteinsspalten und schlafen fest ein (Abb. 45). Jüngere Tiere müssen sich einzeln oder in kleinen Gruppen mit weniger geschützten Plätzen auf dem freien Sand - oft nur in wenigen Metern Tiefe - begnügen. Hier liegen sie, ihre Färbung dem Sand oder den Algenstrukturen angepaßt. Feste Ruheplätze, die jede Nacht aufgesucht werden; bei Beleuchtung kaum Reak-tion; man muß die Fische schon anfassen, damit sie wegschwim-men; sie suchen aber sofort wieder im Dunkeln nach einem an-deren Ruheplatz und lassen sich nieder. Viele Papageifischar-ten verfertigen zur Nacht einen Ballon aus Schleim, der je-weils in etwa halbstündiger Arbeit entsteht. Am Morgen verlas-sen sie diese Hüllen wieder, die schnell zerfallen.

Diese Schleimhüllen werden von Drüsenzellen in der Kiemenre-gion produziert. Der Atemwasserstrom, der die Kiemen pas-siert, nimmt den Schleim mit, der allmählich den Fisch über-zieht (CASIMIR, 1967).

Andere Scariden graben sich, nächtlich ruhend, in den Sand ein, wobei nur der papageienartige Schnabel zum Atmen hervor-lugt.



Abb. 45: Ein großer Papageifisch des Roten
Meeres ruht nachts in einem Korallen-
unterschlupf

Sparidae = Meerbrassen

Einige Gattungen, z. B. *Diplodus*, haben engere Beziehungen zum Substrat, von dem sie am Tage fressen und vom dem sie sich nie sehr weit entfernen. Die Fluchtdistanz ist relativ groß, die Fische verstecken sich.

Nachts ruhen sie, auf dem Grund liegend, in Substrathohlräumen und in *Posidonia*-Wiesen.

Dabei folgen sie in ihrer Orientierung ganz dem Lichtrückenreflex, benutzen also nicht die Schwerkraft-Orientierung zusätzlich, diese scheint abgeschaltet. Schlaf wäre demnach u. a. ein Abschalten einiger Orientierungsmechanismen (von

WAHLERT, briefl. Mitt.).

In mondhellen Nächten stehen die Fische auch einzeln mit geringen Bewegungen frei im Litoral. Im Lichtkegel ist die Fluchtdistanz gering.

Serranidae = Zackenbarsche

Meist standorttreue und revierbesitzende Bewohner von Höhlen- und Felsverstecken in warmen bis gemäßigten Meeren sowie in Korallenriffen. Meist einzeln, tag-, nacht- oder dämmerungsaktiv; im freien Wasser und/oder vom Boden fressend.

Die Ruhephase wird bodengebunden verbracht, entweder im Versteck aufgestützt auf die Bauchflossen oder den Bauch, seitlich angelehnt, an der Innenseite leerer Muschelschalen, auf der Seite liegend in Korallen- und Gesteinsnischen oder im Sand vergraben. Die Farben der Aktivphase verblassen während der Ruhe. Die Gattungen *Epinephelus*, *Serranus*, *Alphestes*, *Mycteroperca*, *Cephalopholis* und *Rypticus* sind hierbei berücksichtigt worden.

Im folgenden sollen Beispiele von Ruheverhalten aus sehr unterschiedlichen Fischfamilien zusammengefaßt werden. Die Tiere schwimmen am Tage frei im Wasser, bei Nacht werden jedoch bodengebundene Schlafplätze aufgesucht, meist in Gesteinsspalten oder zwischen Korallenästen; eine starke positive Thigmotaxis ist zu beobachten.

Macht man am Tage undifferenzierte UW-Tonaufnahmen von Fischen im Korallenriff, so kommt nur ein nahezu unvorstellbarer Lärm dabei heraus. Im Gegensatz dazu zeigt sich aber während der Nacht, bei gleichen technischen Aufnahmebedingungen, daß kein Ton zu hören ist. Die Fische des ganzen Riffs scheinen zu schlafen. Bei optischer Nachprüfung bestätigen sich diese akustischen Ergebnisse.

Die meisten Fische, die man tagsüber sieht, verschwinden abends, gehen typischen Schlafgewohnheiten nach und sind nächtlich spezifischen Bodenstrukturen verbunden.

Praktisch erscheint eine völlig neue Besetzung auf der "Nachtbühne", teils aus tieferem Wasser heraufkommend (*Haie*, *Ro-*

chen), teils aus Verstecken im Substrat (Muränen, Kardinalfische).

Drückerfische (Balistidae) ruhen völlig inaktiv seitlich flach auf dem Sand, unter Steinen oder in anderen Lagen zwischen Korallenästen festgeklemt, wobei sie ihren Drückermechanismus zum Verkeilen benutzen. Zugehörig sind z. B. Arten aus den Gattungen *Balistes* (Abb. 46), *Odonus*, *Pseudobalistes* und *Rhinecanthus*.



Abb. 46: Der Drückerfisch *Balistes carolinensis*,
nachts in seitlicher Schräglage am
Boden ruhend

Ähnlich verhalten sich Fische aus der Familie Monacanthidae.

Auch hier gibt es offenbar Sozialunterschiede während der nächtlichen Ruhe. Die größten und ältesten Fische beziehen die sichersten Verstecke, während sich die unterlegeneren und kleineren Artgenossen mit den weniger geschützten und teilweise überfüllten äußeren "Slums" zufriedengeben müssen.

Im Dunkeln ruhen sie die ganze Nacht über und reagieren auf Licht nur sehr langsam. Die Farben verblassen in der Ruheperiode. Am Tage werden bei Gefahr die nächtlichen Ruheplätze aufgesucht und Schlafstellung eingenommen. Jeder Fisch kennt seinen Zufluchtsort und flüchtet in ein bestimmtes Loch im Riff.

Schmetterlingsfische (Chaetodontidae) stehen bewegungslos mit verblaßten Farben in ihren Revieren in kleinen Höhlen oder dicht an Felswänden.

Eine Kugelfischart (Familie: Tetraodontidae) sucht jede Nacht die leere Schale einer Tridacnamuschel auf, die ihm als ständige Ruhestätte dient. Andere Tetraodon-Arten, die in Küstenstrichen anzutreffen sind, schlafen an seichten Stellen im Sand, häufig in eng zusammengedrängten Gruppen. Der Perlkugelfisch (*Canthigaster margaritatus*) schläft nachts in einer Korallenverästelung (Abb. 47). Viele Arten haben die Eigenschaft, in Ruhestellung die Schwanzflosse neben den Schwanzstiel im Bogen seitlich nach vorne zu biegen.

Igelfische (Diodontidae) ruhen in Bodenhöhlungen und zwischen Korallenstöcken aufliegend, wobei sie sich zum Schutz zusätzlich mit Wasser aufpumpen können.

Pomacentridae = Korallenbarsche

Fische der Gattungen *Chromis*, *Dascyllus*, *Abudefduf* und *Pomacentrus* stehen nachts still zwischen Korallenästen. Amphiprion-Arten liegen die Nacht über vollkommen untätig dicht unter der Wasseroberfläche auf den Felsen oder legen sich zwischen die eingezogenen Tentakeln und Falten von Seeanemonen, mit denen sie in Symbiose leben (Abb. 48).



Abb. 47: Der Perlkugelfisch (Canthigaster
margaritatus) schläft nachts in
einer Korallenverästelung

Die sehr lebhaften Tagfarben dieser Korallenfische verblasen während der Ruhe fast ganz.

In der Dämmerung dagegen kommen die Rotfeuerfische (Pterois) aus ihren Tagverstecken im Riff hervor.

Aktiv werden auch die Ammenhaie (Orectolobidae) zur Nacht, die vom Boden Schnecken, Muscheln, Krebstiere und Stachelhäuter fressen. Bei Tage dagegen schläft z. B. *Ginglymostoma cirratum* im Korallenriff, auf sandigem Grund oder unter Felsüberhängen im Flachwasser liegend. Seine Reaktion und seine Fluchtbereitschaft sind je nach Tageszeit verschieden. Bei hohem Sonnenstand am Mittag ist er nicht einmal durch Berührung zur Flucht zu veranlassen; er verkriecht sich nur noch tiefer in die Felsspalte.

Aus dem Süßwasserbereich sollen hier nur wenige Beispiele zur



Abb. 48: Die Symbiose von Aktinie (Stoichactis)
und dem Pomacentriden Amphiprion
bicinctus findet während der
nächtlichen Ruhe einen besonderen
Höhepunkt

Unterscheidung von Aktiv- und Ruhephase angeführt werden. Viele Fischarten verweilen mit verblaßten Farben auf dem Boden liegend oder stehen nur ruhig und frei zwischen Pflanzen. Manche Nannostomus-Arten (Familie: Hemiodontidae) besitzen eine besonders auffallende Nachtfärbung. Solche Färbungsercheinungen - sie sind vielfach schon angeführt worden - gehen mit einer typischen Ruhestellung oder dem Aufsuchen bestimmter Örtlichkeiten Hand in Hand. Schrägsteher der Familien Characidae (Salmier) und Hemiodontidae (Halbzähner), Bewohner des Amazonas-Gebietes und Guayanas, wo sie sich an den Uferrändern unter überhängendem

Gras und zwischen Wasserpflanzen aufhalten, behalten auch in Ruhestellung frei im Wasser die Körperneigung von etwa 45 Grad bei, der Kopf ist nach oben gerichtet.

Die Zahl der Kiemenschläge sinkt beim Übergang zur Ruhe, so z. B. im Mittel beim Karpfen (*Cyprinus carpio*) von 60/Min. auf 25, Flußbarsch (*Perca fluviatilis*) von 50 auf 20, Rotfeder (*Scardinius erythrophthalmus*) von 60 auf 30, Goldfisch (*Carassius auratus*) von 175 auf 40 und beim Schönflosser (*Epalzeorhynchus kallopterus*) von 19 auf 10 (SIEGMUND, 1969; WEBER, 1961).

Schwach elektrische Fische (z. B. Familie: Mormyridae, Gymnarchidae und Gymnotidae) senden mit Hilfe ihres elektrischen Organs fortlaufend Impulse aus. Es sind nächtlich lebende und dämmerungsaktive Tiere, die tagsüber ruhen. Die Sendefrequenz ist je nach Aktivität verschieden.

Ein Messeraal aus dem Amazonasgebiet, der Sandfisch *Gymnorhamphichthys*, liegt bei Tage im Sand eingegraben und sendet etwa 15 Impulse je Sekunde (= 15 Hz.) aus. In der Dämmerung kommt er hervor, wird aktiv und sendet dann bis zur Morgendämmerung 90 - 100 Hz. Nilhechte (*Gnathonemus*) haben im Ruhezustand am Tage eine Frequenz von 5 - 8 Hz., in der Dämmerung kommen sie auf 50 - 80 Hz., nachts senden sie mit 15 Hz. Andere Fische kommen in der Aktivphase bis auf 1600 Hz. *Xenomystus*, ein Dämmerungsfisch des Nils, ruht am Tage in Bodenverstecken verborgen, den Kopf schräg nach unten gerichtet. Der Röhrenmaul-Messeraal (*Rhamphichthys rostratus*) aus dem nördlichen Südamerika ruht am Tage, auf der Seite liegend, auf Sandboden unter Wurzelwerk, teilweise mit Sand bedeckt, manchmal mehrere Tiere unmittelbar zusammen.

4) Demerse Fische

Diese Tiere haben fast zu jeder Zeit und zu jedem Anlaß Kontakt mit dem Boden. Nur wenige holen sich Nahrung auch aus dem freien Wasser. Verstecken und Ruhen erfolgen ausschließlich mit mehr oder minder starker positiver Thigmotaxis am

und im Substrat.

Trachinidae = Petermännchen

Schwimmbblasenlose Grundbewohner auf und bis zu den Augen im Sand vergraben. Dämmerungsaktiv; aber auch am Tage zu beobachten, wenn sie kleinen Fischen und Krebsen auflauern. Schwimmen kurze Strecken frei über dem Boden. Ruhen ganz im Sand eingebuddelt.

Gobiidae = Meergrundeln

Die Arten sind von Gezeitentümpeln bis in andere Biotope der Küstenzone verbreitet. Am Tage und in der Dämmerung am Boden aktiv. Ruheplätze in Spalten, eingegraben im Boden, unter Steinen und in selbstgebauten Höhlen.

Gobius bucchichii, eine Streifengrundel des Mittelmeeres, sucht fakultativ eine Wachsrose auf; sie findet dort Zuflucht und verbringt wahrscheinlich in ihrem Schutz auch die Ruheperiode.

Eleotridae = Schläfergrundeln

Die meisten Arten ruhen oft stundenlang auf Felsen oder dem Sand. Wenige sind ins freie Wasser zurückgekehrt. Diese stehen vor Felswänden oder anderen Verstecken, um auf vorbeistreibende Nahrung zu lauern. Zum Verstecken und Ruhen gehen sie aber wieder auf den Untergrund.

Vielleicht werden sie Schläfergrundeln genannt, weil sie meist bewegungslos auf dem Grund liegen oder bei vielen über dem Auge ein irisierender Glanz liegt, der den Eindruck hervorruft, als seien die Fische blind.

Blenniidae = Schleimfische

In geringen Wassertiefen mit unterschiedlicher Bodenbeschaffenheit; vorzugsweise tagaktiv im Meer, in Gezeitentümpeln, Flüssen und Seen, z. T. sogar kurz an Land gehend. In Wohnhöhlen und -röhren. Heime I. und II. Ordnung, die tagsüber zeitweilig als Ruheplatz oder Versteck dienen und zur Nacht regelmäßig aufgesucht werden.

Bei *Blennius canevae*, der ausschließlich Bohrmuschellöcher

bewohnt, ist vielfach beobachtet worden, wie er mit dem Bauch nach oben, also verkehrt herum, im Versteck ruht. Farbwechsel zwischen Aktiv- und Ruhephase bei den Gattungen *Blennius*, *Labrisomus*, *Ophioblennius*, *Rupiscartes* und *Salarias*.

GIBSON (1970) untersuchte den Gezeitenrhythmus des Blenniiden *Coryphoblennius galerita*, eines Schleimfisches, der in der Gezeitenzone zwischen Ebbe und Flut lebt. Der Aktivitätsrhythmus hatte eine Periode von 12,5 Stunden, paßte also gut zu der der Gezeiten von 12,4 Stunden. Der Morgengipfel der Aktivität war stets höher als der des Nachmittags.

Die Plattfische haben eine Reihe von Familien in flachen sandigen Küstengewässern und auf dem Kontinentalsockel. Beim Aktivitätsrhythmus ist zwischen Boden- und Oberflächenaktivität sowie der Ruheperiode zu unterscheiden. Die zugehörigen Zeiten können ganz unterschiedlich verteilt liegen. Die Ruhezeit wird allerdings von den Tieren immer am oder im Boden vergraben verbracht. Farbliche Anpassungen (Tarnungen) sind ganz typisch, und der Farbwechsel vollzieht sich in kürzester Zeit, optisch gesteuert.

Cepolidae = Bandfische

In Seegraswiesen und auf Sand - Schlammgründen, auf den Schwanz gestützt, kopfaufwärts, auf Beute lauend. Gelegentlich auch bei Nacht sichtbar. Zwischen Seegrasblättern (und im Sand?) ruhend.

Manche Fische wohnen praktisch ständig im Substrat, so Arten der Röhrenaale (Familie: *Heterocongridae*) und z. B. der Brunnenbauer (*Opisthognathus aurifrons*). Sie sind vorzugsweise tagaktiv und ziehen sich zur nächtlichen Ruhe völlig in die Wohnröhren zurück, die ihrem Körper hautnah angepaßt sind.

Scorpaenidae = Drachenköpfe

Bodengebunden auf felsigem und schlammigem Substrat sowie in algenbewachsenen schattigen Regionen. Die Fische jagen meist in der Dämmerung. Geruht wird flach aufliegend zwischen Algen, Geröll, anderen Bodenformationen und in Höhlen.

Durch bloßes Beobachten ist es schwer, ein Maß für die Intensität der Ruhe zu finden. Hier müssen Messungen folgen.

Die Welse sind als ausgesprochene Bodenfische vorzugsweise nachtaktiv. In der Ruhe ändern sich die Tiere farblich kaum, sie suchen jedoch z. T. Berührung mit festen Gegenständen und haben oft merkwürdige Ruhelagen, phototaktisch negativ und thigmotaktisch positiv geprägt.

Zwergwelse (*Ameiurus nebulosus*) legen sich zur Ruhe nicht nur auf die Seite, sondern auch auf den Rücken und lassen sich so nahe der Oberfläche treiben. Die Kiemenschläge pro Minute sinken von der schwimmenden Aktivphase zur ruhenden Inaktivphase innerhalb kurzer Zeit von 40/Min. auf 25.

Ähnliches Verhalten ist am Zitterwels (*Malapterurus electricus*) beobachtet worden.

Eigenartig schwimmen die in den afrikanischen Flüssen beheimateten Welse *Synodontis* und *Rhinodoras*. Langsam an der Wasseroberfläche dahintreibend, kehren sie den Bauch nach oben, eine Eigenart, die schon den alten Ägyptern bekannt war, die *Synodontis* auf ihren Skulpturen namentlich in dieser Haltung darstellten. Es gibt Anhaltspunkte, nach denen man die Rückenlage dieser Welse als Schlaf- oder Ruhestellung betrachten kann (SUWOROW, 1959).

4. Diskussion

=====

Zuerst möchte ich einige Bemerkungen zu den technischen und methodischen Dingen machen. Wie sich in der Praxis zeigte, können Magneteinpflanzungen in die Leibeshöhle von Fischen ohne große Schwierigkeiten durchgeführt werden. Die Tiere nehmen bei sorgfältiger Operation keinen Schaden. Etwa 2 Tage danach zeugen Normalverhalten, später Abbläichen und Gelegebetreuung (z. B. bei Tilapia und Pterophyllum) von schadloser Einheilung des Fremdkörpers. Die Fische können sich absolut frei in allen Dimensionen ihres Lebensbereiches bewegen. Begrenzend für die Implantationsmöglichkeiten ist allerdings die Relationsgröße Fisch: Magnet. Jungfische unter ca. 4 cm Länge kommen praktisch für einen solchen Eingriff nicht in Frage. Mit zunehmender Größe des Versuchstieres läßt sich auch die Magnetgröße bzw. die magnetische Feldstärke vergrößern, was wiederum die Verwendung eines größeren Aquariums ermöglicht; bekanntlich nimmt die magnetische Feldstärke mit zunehmendem Abstand des Magneten von der Magnetsonde stark ab. Auf jeden Fall werden unter diesen erfüllten Bedingungen alle lokomotorischen Aktivitäten des Fisches, ganz egal, wo er sie in seinem Becken auch immer vollzieht, registriert, was ich als erheblichen Vorteil gegenüber Lichtschranken ansehe. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, in welchen Dimensionen sich der zu untersuchende Fisch bewegt. In einem Arenabecken z. B., wo pelagische Fische oder Wanderer gegen die oder mit der Strömung schwimmen und zu entsprechenden Zeiten immer wieder denselben Punkt passieren, ist zur Erfassung der Lokomotorik eine einzige Lichtschranke absolut ausreichend. Cichliden dagegen schwimmen meist in begrenzten Räumen, ihren Revieren. Mit einer Lichtschranke wäre hier nur ein geringer Teil der Bewegungsaktivität genau zu analysieren, welcher nicht unbedingt typisch sein muß.

Bei größeren Versuchsaquarien und speziellen Aktivitätsana-

lysen ist der Einsatz von zusätzlichen Sonden und Meßgeräten sowie eines Mehrkanalschreibers ohnehin unerlässlich.

Die von mir im einzelnen betriebene unmittelbare Auswertung der Aktogramme ist für die Qualitätsbeurteilung der Aktivität von großer Wichtigkeit; die quantitative Auswertung ließe sich jedoch erheblich zeitsparend vereinfachen, wenn man z. B. die magnetischen Feldstärkeveränderungen summarisch pro einer beliebig gewählten Zeiteinheit - etwa alle 1 oder 2 Stunden - von einem Druckzähler aufschreiben läßt. Mit diesen Werten ließe sich dann sofort weiterarbeiten.

Zum Vergleich von Genauigkeit und Brauchbarkeit verschiedener Untersuchungsmethoden am selben Objekt kann nach den Auswertungen folgendes prinzipiell gesagt werden:

Eine konkrete Fragestellung engt die Anwendungsmöglichkeiten unterschiedlicher Methoden beträchtlich ein. So läßt sich lokomotorische Aktivität bei Fischen einerseits nur durch Verhaltensbeobachtungen im Freiland oder Labor registrieren. Im Aquarienexperiment wird dabei nach der Methode von L. THER z. B., normalerweise bei Kleinsäugetern angewandt, in Minutenabstand visuell nur festgestellt, ob sich eine Fischgruppe in Bewegung befindet oder nicht. Dabei können eine ganze Anzahl von Versuchsbecken gleichzeitig kontrolliert werden. Das Verfahren ist trotz seiner Einfachheit zur Erlangung grob abgestufter Aussagen recht sicher. Andererseits lassen sich exakte Meßwerte und feiner abgestufte Analysen selbstverständlich nur durch die Anwendung gezielter Meßmethoden erlangen, wie sie im entsprechenden Abschnitt der Einleitung angeführt sind (Lichtschranken, elektrische Kontakte, Magnetfeldstärkeveränderungen, elektrische Feldstärkeveränderungen, Echolotaufzeichnungen, Kontrollfänge etc.).

Aber selbst hier können Differenzen und Fehler auftreten, wenn für eine bestimmte Fischart nicht die richtige Untersuchungsmethode gewählt wird.

So kamen beispielsweise VERHEIJEN und DE GROOT (1967) bei der Messung der Schwimmaktivität von Plattfischen zu anderen

Ergebnissen als HARDER und HEMPEL (1954). Mit differenten Meßmethoden wurde hier gearbeitet, dabei aber einerseits unberücksichtigt gelassen, daß bei diesen Plattfischen neben dem freien Schwimmen auch die Bodenaktivität zu berücksichtigen ist.

Andere Untersuchungsmethoden zu tages- und jahresperiodischen Vorgängen lassen sich nur sehr spezifisch anwenden. Wie sich in den Ergebnissen bei den Cichliden zeigte, geben schon die Atemfrequenzwerte ein anderes Bild als die aus den Messungen der lokomotorischen Aktivität.

Der Kurvenverlauf bestätigt zwar im wesentlichen bei tagaktiven Arten, wie *Etroplus*, *Pterophyllum* und *Crenicichla*, die Ergebnisse aus den Aktogrammen, doch spiegelt sich die dabei deutliche diphasische Hellaktivität nicht wieder.

Beim vorwiegend lokomotorisch tagaktiven Maria-Buntbarsch (*Tilapia*) wird dagegen die Hellaktivität durch die Atemfrequenzwerte noch deutlicher gemacht, indem sich hier sogar eine diphasische Atemrhythmik andeutet.

Wieder ganz anders fallen die Vergleiche bei den nachtaktiven Bodencichliden *Lamprologus*, *Steatocranus* und *Teleogramma* aus. Die offensichtlich lokomotorische Aktivität hauptsächlich zur Nachtzeit wird nicht durch die Atemfrequenzwerte bestätigt, ganz im Gegenteil; durch Einschränkung oder sogar Aufhebung der Revierverteidigung und Revierverteidigungsbereitschaft liegen diese Meßwerte sogar weit unterhalb der des Tages.

Die Gründe für derartige Differenzen werden erst durch kontinuierliche Verhaltensbeobachtungen sichtbar. Sie sind oftmals praktisch das Bindeglied zwischen unterschiedlichen Meßmethoden.

Atemfrequenzmessungen sagen noch nichts über die z. T. sehr unterschiedliche Atemtiefe aus. Erst langfristige Aufzeichnungen des O_2 -Verbrauchs geben bei Fischen eine relativ verlässliche Kurve in der alle Komponenten der Atmung enthalten sind. Simultane Messungen des O_2 -Verbrauchs und der Bewegungsaktivität sind schon eher vergleichbar (vgl. LOHMANN,

1967, S. 326 ff. und KAUSCH, 1969).

Magenuntersuchungen lassen Rückschlüsse auf die Zeit der Freßaktivität zu (HEMPEL, 1956 und MÜLLER, 1968). Wie sich jedoch bei Vergleichsuntersuchungen zeigte, brauchen Freßphase und Schwimmphase nicht unbedingt zusammenzufallen. Bei einigen Plattfischen kann nach A. MÜLLER (1968) die Zeit der Freßaktivität z. B. genau zwischen zwei Schwimmphasen liegen.

Auch andere Untersuchungsmethoden sind nur spezifisch anzuwenden und die Ergebnisse dementsprechend zu interpretieren. Dazu gehören beispielsweise die Impulsfolgeveränderungen bei elektrischen Fischen, elektrische Gehirnstromableitungen, Stoffwechselaufzeichnungen, zeitlich bedingte Farbänderungen, die Leuchtintensität von Fischen mit entsprechenden Organen oder eventuell die Orientierung im Raum nach dem Lichttrückerreflex oder der Schwerkraft. Erst Vergleiche führen zu einem Gesamtbild.

Bei allen untersuchten Cichlidenarten läßt der Wechsel zwischen Aktiv- und Ruhephase eine Periodik erkennen, die mit dem künstlichen Licht-Dunkel-Wechsel (12:12) innerhalb eines 24-Stunden-Tages synchronisiert ist.

Im allgemeinen Vergleich lassen sich über diese verwandten Buntbarscharten aus unterschiedlichen Lebensräumen und mit differenter Lebensweise an Hand der vorliegenden Untersuchungsergebnisse einige Aussagen machen.

Die vorwiegend lichtaktiven Arten *Etroplus*, *Tilapia*, *Astronotus*, *Pterophyllum* und *Crenicichla* unterscheiden sich von den hauptsächlich dunkelaktiven Grundfischen *Lamprologus*, *Steatocranus* und *Teleogramma*. Die wenigen Aufzeichnungen von *Cichlasoma spec.* sollen hier nicht weiter erörtert werden. Die erstgenannte Gruppe der mehr oder minder suprademersen Fische hat am Tage die höchste Aktivitätsmenge, nachts die geringste. Bei der zweiten Gruppe, der der demersen Cichliden, ist es umgekehrt. Die Aktivphase ist stets geprägt von einer mono- oder polyphasischen Rhythmik, d. h. die Mittel der Einzelwerte pro Zeiteinheit sind in dieser Periode sehr viel

höher und uneinheitlicher als die in der Ruhephase. Diese Maxima, z.B. einer diphasischen Periodik, sind dabei meist ungleich in den Werten und unterteilen sich somit in Haupt- und Nebenmaximum. Ihre Positionen innerhalb der Aktivphase liegen bei Lichtaktiven in den späten Nachmittags- bis frühen Abendstunden und am Vormittag von 9.00 - 11.00 h. Der nächtliche Tanytrogus zeigt Gipfel gegen 21.00 h und 7.00 h. Es fällt die Tendenz auf, daß die zwei Maxima mit unterschiedlicher Intensität nahe der Zeit des Beleuchtungswechsels bzw. der künstlichen Dämmerung liegen. Würde man den natürlichen Licht-Dunkel-Wechsel mit abgestuften Lichtintensitäten im Zeitablauf zugrunde legen, so müßte sicher die eine oder andere Art als Dämmerungsaktiv bezeichnet werden. Typisch für Dämmerungsaktivität sind naturgemäß meistens zwei Aktivitätsmaxima.

Die Ruhephase zeichnet sich durch Einheitlichkeit der Meßwerte über einen längeren zusammenhängenden Zeitabschnitt aus. Je nach Lebensweise der Art stehen die Aktivitätsniveaus des Tages und der Nacht in einem unterschiedlichen Verhältnis. Der sehr schwimmaktive Schwarzmilch Etroplus z.B. zeigt eine Erhöhung der Aktivität am Tage um mehr als 100 % gegenüber der Nacht. Beim tagaktiven Tilapia marula liegt die entsprechende Erhöhung unter 10 %.

Ähnliche markante Unterschiede finden sich in den Atemfrequenzwerten der Fische aus verschiedenen Lebensräumen mit unterschiedlicher Lebensweise. Im Vergleich zur nächtlichen Ruhephase ist die Atemfrequenz in der Aktivphase am Tage bei den schwimmaktiven Arten *A. nana* (28 %) und *Etroplus* (11 %) im Mittel sehr viel höher als bei Stummfischen wie *Pterophyllum* (30 - 40 %) und *Isoodonichia* (31 %). Bei den nachtaktiven Fischen liegen die Tageswerte dennoch zwischen 30 - 40 % über, offenbar weil Territorialverteidigung und Revierkontrolle dann einen zusätzlichen Sauerstoffbedarf bedingen.

Abb. 1. TANYTROGUS (a) und Tanytrogus concoloratus nach

Beobachtungen allein als einen Nachtschläfer einstuft und WICKLER dies durch ein Foto zu belegen versucht, so stehe ich nach den Messungen bei *L. werneri* diesen Aussagen skeptisch gegenüber. Daß Verhaltensbeobachtungen und Werte aus Atemfrequenzmessungen nicht unbedingt die eigentliche lokomotorische Aktivität bestätigen müssen, machte ich schon eingangs deutlich. Die Phasenverschiebung beim LL-Versuch von *L. werneri* deutet im übrigen auch auf ein nachtaktives Tier hin.

WICKLER versieht sein Foto mit folgendem Text: „ Am Abend bezieht *L. congolensis* Stellung in Felshöhlen oder Steinwällen. Das sind aber keine Reviere, die sie verteidigen, sondern ganz einfache Schlafplätze. Jeder zieht in eine zufällig unbesetzte Höhle; am nächsten Abend wählt er bedenkenlos eine andere.“

Daß nicht nur exogene Faktoren für Aktivitäts - und Atemrhythmik bestimmend sind, sondern auch endogene Komponenten, sprich „ innere Uhr “, geht vielfach aus der zitierten Literatur hervor und wird auch in meinen Ergebnissen bestätigt. Die LL - und DD-Versuche unter Dauerbedingungen zeigen einen Zerfall der exogen synchronisierten und den Aufbau einer neuen rein endogen gesteuerten Periodik. Bei den normalen Lichtverhältnissen dagegen (L : D = 12 : 12) wird deutlich, daß unter sonst konstanten Bedingungen innerhalb der Hellzeit und der Dunkelzeit rein endogen gesteuerte Rhythmen dominierend sein müssen. Dafür sind die Maxima in den Aktivitätsdiagrammen das beste Beispiel oder überhaupt die mehr oder minder kontinuierlich an - und absteigenden Werte in den Aktogrammen und Atemfrequenzdiagrammen, die ohne jegliche Veränderung der Umweltbedingungen auftreten.

Die Frage nach evtl. Änderungen der täglichen Ruhe - und Aktivitätszeiten im Jahresverlauf, Phasenverschiebungen und Einfluß auf Aktivitätsmuster und - mengen kann ziemlich eindeutig beantwortet werden. Im Jahreszyklus sind unter den gleichbleibenden künstlichen Umweltbedingungen im Labor, vor allem dem stets konstanten Wechsel zwischen unverändert

Ergebnissen für die lokomotorische Aktivität kamen TESCH (1967) und WEHRMANN (1969) bei verschiedenen Entwicklungsstadien des Europäischen Flußaals (*Anguilla anguilla*): Aalbrut, Glasaal, Gelbaal und Steigaal.

Die Rangordnung innerhalb einer Gemeinschaft ist mitbestimmend für die Aktivitätsmenge, die Atemfrequenz und jeweils auch den Kurvenverlauf der Aufzeichnungen eines Tieres.

Interessant ist dabei, daß während der Ruhezeit (*Pterophyllum* und *Tilapia* z.B.) oder der Dunkelheit (*Teleogramma*) dieser Faktor kaum noch eine Rolle spielt. Die Werte der einzelnen Tiere gleichen sich an.

Zusammenhängend mit der Territorialverteidigung ist teilweise auch der Einfluß der Fütterung auf die Aktivität. Bei

Tilapia rangiert die Revierverteidigung vor der Futteraufnahme; bei *Crenicichla* s. ist es umgekehrt. In jedem Fall hat unregelmäßige, ausreichende Fütterung keinen wesentlichen Einfluß auf das Aktivitätsmuster. Die Aktivitätsmenge wird unwesentlich erhöht.

Die Freßbereitschaft richtet sich nach der Aktivitätszeit. Der Fisch frißt, weil er aktiv ist. Er ist aber nicht aktiv, weil er frißt. Diese experimentell begründete Schlussfolgerung findet sich mehrfach in der zitierten Literatur.

Die Atemfrequenz ist während des Fressens und für einige Zeit danach erhöht.

Daß auch während der Laichperioden Veränderungen in der Aktivität auftreten (*Tilapia*, *Pterophyllum*), verwundert nicht. Bemerkenswert ist jedoch, das Aktivitätsmuster wird entscheidend nur während der Gonadenreifung geändert. Dann dominieren offensichtlich endogene Faktoren, denn wenigstens eine Synchronisation mit dem wichtigsten exogenen Zeitgeber Licht ist nicht vorhanden. Ähnliche Verhältnisse dürften bei den großen Laichwanderungen vieler Fische vorliegen, dann ist nämlich auch ihr Tagesrhythmus erheblich von endogenen Faktoren bestimmt.

Das eigentliche Ablaichen und dann die Gelegebetreuung sind bereits wieder exogen durch Licht synchronisiert, das

...e...ometer ist deutlich erkennbar, nur sind die Frequenzen der Lokomotorik und Atmung am Tage wesentlich erhöht. Vorherzugen gleichen sich die Werte erstaunlich stark denen unter normalen Lebensverhältnissen an.

Abgesehen können alle die Faktoren wirksam werden, die einen des Aktivitätsrhythmus und des Verhalten beeinflussen, gleichwohl synchronisierend oder desynchronisierend. Ungewohnte Störungen, wie Temperaturerhöhung und - erniedrigung, starke Geräusche und Erschütterungen, O_2 -Mangel, starke chemische Veränderungen und besondere Beleuchtungsabnormitäten, führen augenblicklich zu registrierbaren Phasenveränderungen in den Werten der Lokomotorik, der Atemfrequenz und des Verhaltens.

Insbesondere, vor allem künstliche Schlafmittel, geben erste Aufschlüsse, wie derartige Mittel sich auf das Verhalten, auch des Ruheverhalten, von Fischen auswirken können (KISS, 1961; Kiss 1962). Wenn man schon beim Menschen den natürlichen Schlaf dem, was sogenannte Schlafmittel -- es sind ja eigentlich Betäubungsmittel -- ansetzen, nicht gleichgültig, so ist bei Schlafstörungen aus derartigen Experimenten an Fischen noch größere Inaktivität geboten.

Die Versuche unter verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen (LD, LL, DD) zeigen, daß sich bei Cichliden gewisse Regeln erkennen lassen, die auch von anderen Fischgruppen bekannt sind, ebenso die vielfältigsten kulturellen und individuellen Abweichungen (LOHMANN, 1966a, 1967).

So stehen nach ASCHOFF die Periodenlänge sowie die Aktivitäts- und Ruhezeit bei lichtaktiven bzw. dunkelaktiven Fischen unter konstanten Beleuchtungsbedingungen (LL und DD) in einem Verhältnis zueinander, welches sich z.B. an der Phasenverschiebung ablesen läßt.

Vergleichen wird bei den Cichliden - Ergebnissen (LL und DD) teilweise sichtbar.

... und ... Angaben für die Karusche. NELSON und JOHNSON (1970) für zwei nacht-aktive Goldfische. Die circadiane Periodenlänge ist im

Dauerdunkel (DD) signifikant verschieden von der im Dauerlicht (LL).

Licht ist bei sonst optimalen Lebensbedingungen der wichtigste Zeitgeber.

BÜNNING (1963) benennt dafür etliche Beispiele jüngster Forschung unter den vielfältigsten Aspekten.

Trotz Hunger ist *Astronotus* sehr viel weniger lokomotorisch aktiv bei Dunkelheit am Tage als unter normalen Beleuchtungsbedingungen.

Jungfische von *Amphiprion bicinctus* schlüpfen in der Regel nur während der Dunkelheit. Durch frühzeitiges Abschalten des Lichtes konnte das Schlüpfen zeitlich vorverlegt oder durch längere Beleuchtung verzögert werden.

Trotz des Dauerlichtes während der Nacht ruhten Guppy-♂♂ ganz still um 3.00 h unter der Wasseroberfläche mit verblaßten Farben.

Periodenlänge, Aktivitätsdauer und Ruhezeit sind variable Größen. Unter den verschiedenen biologischen und abiotischen Bedingungen ändern sich die Korrelationen gegebenenfalls, teils spontan, teils allmählich.

Die abschließenden Erörterungen zum Ruheverhalten von Fischen schließen einige allgemein gültige Aspekte für eine Reihe von Fischfamilien ein.

Wie viele andere Tiere nehmen auch Fische in der Inaktivphase bestimmte Ruhestellungen ein. Bei den untersuchten Cichlidenarten konnte ebenso ein deutliches Ruheverhalten registriert werden. Die nächtlich aktiven Bodencichliden liegen nur flach auf dem Grund ihrer Höhlen, ohne jegliche Anlehnung. Ihre Ruheperioden sind kurz, die Ruheintensität ist nicht sehr groß. Die anderen bodennah lebenden Arten ziehen sich nachts zum Grund hin zurück, stehen aber auch teils frei im Wasser. Der Ruhezustand ist verschieden tief.

Einige wesentliche Aspekte des Ruheverhaltens werden später zusammenhängend an Hand vieler Fischfamilien -- incl. der Cichlidae -- erörtert. Nur das Verhalten der Jungfischschwärme von Buntbarschen soll hier kurz vorweggenommen

Schilden führen ihre Jungen. Bei tagaktiven Offenbrütern (z. B. *Stenophyllum*, *Astronotus* und *Crenicichla*) werden die Jungen bei Einbruch der Dunkelheit von den Eltern in einer „Schlafgrube“ gesammelt, wo sie eng aneinandergedrängt am Boden liegen oder kopfabwärts dicht darüber verdeckende Bewegungen mit der Caudale ausführen.

Bleibt das Aquarium beleuchtet, so kann der Beginn der Ruhezeit zwar hinausgezögert werden, doch nimmt der Jungfischschwarm nach einiger Zeit dennoch die Hühelage ein (REBY, 1966). Eine endogene Komponente ist also bereits bei den Jungfischen sichtbar.

Bei den Maul- und Höhlenbrütern (Versteckbrütern) ergibt sich ein ähnliches Bild. Die Jungen von *Steatozonema caenarius* sind am Tage in Gruben vor der Bruthöhle. Gegen Abend bringen beide Alttiere für den Rücktransport der Nachkommenschaft in diese Höhle. Vergleichbares Verhalten schildert HANFELMANN (1969) von *Lamprologus caeruleus*: „ . . . abends um 21.30 h mußten die Babys ins Haus, obwohl die Beleuchtung noch nicht ausgeschaltet war, sammelte die Mutter ihre Jungen ein und trug sie in die Höhle.“

„ . . . ca. 4-7 Tage später ruhte jedes Bürschchen am Abend jeweils an einem selbstgewählten Platz.“

Die diesen Angaben lassen sich zwei Folgerungen schließen:

1) Der zeitliche Lokomotorischen Aktivitätsmaxima der Eltern muß nicht identisch sein mit der Aktivitätskurve der besetzten Jungen.

2) Mit fortschreitendem Alter der juvenilen Tiere verändert sich das Ruheverhalten und die Zeiten größter Lo-

komotorischer Aktivität. Die Jungen suchen im eigenen Interesse das Maul des Elterntieres auf; sie werden aber auch von diesem aktiv aufgenommen, wobei chemische und optische Erkennungsmerkmale eine dominierende, wenn auch nebensächliche Rolle spielen (MYRBERG, 1966).

Mitentscheidend kann auch hier das Alter der Jungtiere sein (MYRBERG, 1965).

Bei der Unterscheidung verschiedener Ruheintensitäten und Benennung geeigneter Maßkriterien und Methoden zur Bestimmung von Ruhe und Aktivität gibt es einige markante Aspekte, die man zu prüfen hat.

In der Regel ist der Ruhezustand mit einer ganz bestimmten, oft sogar gegenüber der Normalfärbung abweichenden Konfärbung verbunden. Teils sind die Tiere blaß, teils aber auch besonders kontrastreich gefärbt. Flecken und Bänder treten dann entweder stark hervor, oder sie verschämmern. Skalare, Neonfische, Korallenfische, Pfeilhechte und Plattfische sind dafür Beispiele aus ganz verschiedenen ökologischen Regionen. Diese Färbungen haben allerdings nur einen Schutzwert, wenn sie mit einem gewissen Maß an Bewegungslosigkeit gekoppelt sind.

Schwarmfische des freien Wassers schweben, leicht mit den Pectoralen schlagend, auf der Stelle, sind aber sofort wieder wach, wenn man sie anstößt. Andere Arten, die sich verstecken oder am Boden ruhen, benötigen längere Zeit, bevor sie wieder voll reaktionsfähig sind.

Daraus läßt sich schon der unmittelbare Zusammenhang zwischen Ruheverhalten und ökologischen Gegebenheiten schließen.

Die Fische des Epipelagials haben in ihrem Ruheverhalten in der Regel keine Beziehungen zum Substrat, ebenso die Dauerschwimmer. Bewegung ist nicht unbedingt identisch mit völligem Wachsein. Für Kurzschlafmomente in Bewegung gibt es im Tierreich einige Beispiele.

Manch ein ermüdeter Soldat ist zwischen seinen wachenden Seitenmännern lange Zeit fest schlafend verankert; bekannt sind auch die stundenlangen schlafenden Vorwärtsschritte von Mauerseglern, während der sie segelnd ruhen. Nach einer TASS-Meldung vom Anfang der 70er Jahre schlafen wandernde Störche während des pausenlosen, wochenlangen Fluges in Nord-Süd-Nord-Richtung.

Die Vögel legen dabei zwischen 10 und 15 Minuten dauernde Schlafpausen ein, während sie sich in der Mitte des Vogelkeils befinden und nach dem Klappern ihrer Artgenossen orientieren. Nach kurzer Zeit erfolgt eine Umgruppierung im Schwarm, und die nächsten Tiere sind mit einer Ruhepause an der Reihe.

Meeressäuger, die dicht unter der Wasseroberfläche oder am Grunde ruhen, wurden früher irrtümlicherweise für Nichtschläfer gehalten, weil sie alle paar Sekunden bis Minuten auftauchten um Luft einzusatmen (HASSENBERG, 1965).

Heute haben wir vom Schwimm- und Schwebeschlaf einiger Wassertiere schon bessere Kenntnisse. Wie vielen Fischen genügen auch den Delphinen kurze Ruheperioden. Bei gefangenen Jährlingen war zu beobachten, wie sie einen halben Meter unterhalb der Wasseroberfläche trieben, die Schwanzflosse hängen ließen, die Augen bis zu 5 Minuten schlossen und etwa jede halbe Minute zum Atmen kurz nach oben stießen. Das selbst Flache des Epipelagials in ganz unterschiedlicher Form Ruheperioden innerhalb des 24-Stunden-Tages einlegen, machen schon die wenigen Ergebnisse und Zitate deutlich (vgl. auch MOHR, 1962). Schweb-, Seiten- und Rückenlagen sind möglich, die Schmerzempfindlichkeit ist selektiv reduziert, die Fluchtinstanz vermindert.

Während der Aktivphase erfolgt die Orientierung hauptsächlich optisch an Artgenossen im Schwarm. In der Ruheperiode lockert sich der Schwarmverband. Eine vorwiegend optische Orientierung ist nicht mehr möglich.

Platzhalter, ökologische Beziehungen und Tagesperiodik stehen in einem festen Zusammenhang:

Die großen Köhler (*Pollachius virens*) leben vor allem auf und über dem Flach der Bank, die kleineren auf und über dem Abhang. Sowohl durch diese Tiefenstaffelung nach dem Alter als auch durch ihr unterschiedliches tagesperiodisches Verhalten ist eine gewisse ökologische Isolation zwischen Köhlern verschiedener Altersstufen gegeben (HBMPEL, 1966).

Beobachtungen an Gremdierfischen (*Macrurus rupestris*) zei-

gen, daß das Nahrungsangebot nicht unbedingt Einfluß haben muß auf vertikale tagesperiodische Wanderungen. Tiefen- bzw. Druckgrenzen sind hier limitierende Faktoren:

Die Grenadierfische steigen im Sommer und Herbst auf und ziehen sich im Winter wieder in größere Tiefen zurück. Es ist eine typische Abhängigkeit der Größe der Fänge von der Tageszeit festzustellen. Die Fänge sind nachts, wenn das Plankton aufgestiegen ist, am größten. Die Grenadiere folgen nämlich dem Plankton nicht, sie sind dann inaktiv und bilden dichte Konzentrationen am Boden. Wenn dann am Tage das Plankton wieder in die Tiefe abgesunken ist, beginnen die Grenadiere zu fressen, werden aktiv und heben sich vom Boden ab. Die nächtlichen Ansammlungen lösen sich auf (MEYER, 1972).

Die Fische des Küsten-Pelagials orientieren sich während der Ruhe in der Regel mehr zum freien Wasser hin als zum Boden, sind also den oben genannten Arten im Ruheverhalten ähnlich.

Für Übergangsformen zu den suprademersen Fischen werden bereits Bodenstrukturen (und die Wasseroberfläche) als Orientierungspunkte und Verstecke wichtig. Bodenkontakte erfolgen nicht; geruht wird immer frei. Die Lockerung des Schwarmverbandes ist ebenso zu beobachten wie die Verringerung der Fluchtdistanz. Der Schutz während der Ruhe ist minimal; er besteht hauptsächlich aus Farbanpassung, Bewegungslosigkeit, in einem geringen Umfang aus Verstecken und der Flucht ins freie Wasser. Die Schlaftiefe ist deshalb in der Regel sehr gering. Die Fische bleiben stets in einem hohen Maß gefährdet.

FOULKES (1969) weist darauf hin, daß endogen sich selbst steuernde Mechanismen den Schlaf leichter oder tiefer machen und ihnen ein möglicherweise nicht zu unterschätzender Stellenwert in der Evolution zukommt.

Die Vielfalt der suprademersen Fischarten spiegelt sich gleichwohl in ihrem Ruheverhalten wieder. Die Orientierung und Fixierung am Boden erfolgt optisch (Lichtrückenreflex), durch die Schwerkraft, Thigmotaxis und auch nach Artgenos-

sen. Die Tiere sind meist an ein bestimmtes Wohngebiet gebunden, in dem sie nach einem ziemlich fest umrissenen Tagesplan leben; bestimmte Schlafplätze werden regelmäßig immer wieder benutzt. Der Schutz während der Ruhe wird um viele Möglichkeiten bereichert (Schleimhüllen, Eingraben im Sand, Verstecken in unzugänglichen Hohlräumen, zwischen Pflanzen und Aktinienarmen, Verklemmen in Gesteins- und Korallenspalten).

Die Ruheintensität kann sehr tief werden. Oft ist es nicht einmal möglich, einen Fisch durch Berührung zur Reaktion zu veranlassen. Durch das sehr differenzierte Tag-Nacht-Verhalten lassen sich leichter die Unterschiede zwischen schlafähnlicher Ruhestellung, "Nur-Inaktivität" und Aktivität erkennen, was bei den pelagischen Gruppen und auch bei den am Boden lebenden Arten oft sehr schwerfällt.

Bei einigen Fischarten ist der nächtliche Ruheplatz identisch mit dem Zufluchtsort am Tage. Die Ruhestellung gleicht der, die tagsüber eingenommen wird, bei Gefahr und/oder ungewöhnlichen Situationen, was wiederum für fest abgegrenzte Wohngebiete spricht. So kennen im Korallenriff sehr viele Fische ihren Zufluchtsort, von dem sie sich nie sehr weit entfernen. Von den in großen Schwärmen über den Riffen des Indischen Ozeans stehenden Drückerfischen *Odonus niger* flüchtet jeder in ein bestimmtes Loch im Riff, wenn ein Taucher heranschwimmt.

Trachurus (juv.), *Chromis* und *Thalassoma* sind andere Beispiele gewesen, bei denen Fische nächtliche Schlafplätze auch bei Gefahr am Tage aufsuchen. Offenbar bieten diese generell den besten Schutz. Bei völliger Sättigung nach einem ausgiebigen Fressen begeben sich einige Fische außerhalb der eigentlichen Ruhezeit in die Ruhestellung (z. B. *Astronotus* von den Cichliden). MOHR (1972) erläutert die sogenannte Verdauungsruhe im gleichen Zusammenhang bei Kabeljau und Schellfisch.

WEBER (1961) berichtet aufgrund von Aquarienbeobachtungen, daß eine Reihe von Fischen aus tropischen Riffen des öfte-

ren während der Tageszeit ganz plötzlich und ohne ersichtlichen Grund ihre Nachtplätze aufsuchen, sich wie zur Probe kurz hinlegen und dann wieder umherschwimmen.

Soziale Aspekte können während der Ruhe eine Rolle spielen. Die Auflösung des Schwarmverbandes ist bei pelagischen Arten ein solcher. Bei Drücker- und Papageifischen z. B. nehmen die stärksten Tiere die sichersten Plätze ein; ihre Gefährdung ist somit am geringsten. Dagegen sind genau umgekehrte Beobachtungen bei Tilapia und Crenicichla (Cichlidae) zu registrieren. Hier ruhen die revierbesitzenden, dominierenden, stärksten Tiere am ungeschütztesten, während die unterlegenen sich verbergen. Auf das Zusammenfinden zur Ruhezeit bei einigen Fischarten (Papageifische, Kugelfische, Flösselhechte, Muränen etc.), ebenso auf evtl. "Wächterfische" bei manchen Fischschwärmen machte WEBER (1961) bereits aufmerksam.

Bei den am und im Boden lebenden Fischen schließlich ist es oft schwierig, zwischen Ruhe und Aktivität bei relativ gleichem Verhalten zu unterscheiden. Bewegungslosigkeit ist hier nicht immer identisch mit Ruhe. Intensives Beobachten kann keine Messungen ersetzen.

Nach den übereinstimmenden Forschungsergebnissen der letzten Jahre liegt das Schlafzentrum im Hypothalamus, dem beherrschenden Anteil des Zwischenhirns. Erste Ableitungen aus dem Gehirn von Fischen sind bereits gemacht worden.

In Zusammenhang mit Müdigkeit, Sauerstoffmangel, Ruhe und Schlaf wird oft das Gähnen erwähnt. Dieses Phänomen ist bis heute wenig erforscht, die Erklärungsversuche sind vielfältig, der Zweck ist zweifelhaft (Abb. 49). Da ich das Gähnen bei Fischen hauptsächlich während der Aktivphase, bei ausreichendem O_2 -Angebot und Tieren sah, die zusammen mit Artgenossen lebten, würde ich mich dem einen Erklärungsversuch anschließen: Wutgähnen, d. h. das Gähnen als eine Drohgebärde; diese ist oft mehr oder weniger symbolische Kampfbewegung oder Vorbereitung dazu (vgl. HEDIGER, 1955).



Abb. 49: Gährender Karpfen (*Cyprinus carpio*)

Zur Beantwortung der Frage nach der Intensität der Ruhe und deren Erkennung bzw. Messung haben die Untersuchungen einige Anhaltspunkte geben können.

Lokomotorik und Atemfrequenz, O_2 -Verbrauch, Darmtemperatur, elektrische Impulsfrequenz, Hirnstrom, Herztätigkeit, Färbung und Verhalten sind beispielsweise als registrierbare Fakten wichtig.

Bei hochentwickelten Barschartigen, z. B. den Cichliden, die die Brustflossen ständig rhythmisch und alternierend in Wellenform bewegen, ist diese Bewegung ein Maß für die Aktivität, nicht nur der lokomotorischen.

Wo befindet sich der Fisch zu einer bestimmten Zeit? Auf welche Außenreize reagiert er in welchem Maße? (Vgl. auch GRAMBOW, 1966 und MOHR, 1972). Ist diese Reizaufnahme in

bestimmten Zeitabschnitten reduziert? Wie ist die Reizunterscheidung? Findet eine Reizfilterung statt? In welchem Verhältnis ändert sich die Aggressionsbereitschaft?

Kann man eine Reihe dieser Fragen durch vergleichende Beobachtungen und evtl. simultane Messungen spezifisch beantworten, so lassen sich verschiedene Ruheintensitäten unterscheiden und Maßkriterien dafür benennen.

Schlaf tiefe und Schlafdauer können auch bei Fischen von mindestens drei Faktoren bestimmt sein:

- 1) Gefährdung
- 2) Stoffwechsel
- 3) Rangordnung

Die zeitliche Ordnung im Verhalten wird von gewissen Regeln bestimmt. Nacht- und tagaktive Tiere füllen auch ökologische Nischen (ASCHOFF).

Nachtschläfer sind meist die Tiere, für die die Augen die wichtigsten Sinnesorgane darstellen. Sind dagegen die Fische mehr mit dem Tast- oder Geruchssinn tätig, so ruhen sie tagsüber und werden erst mit der Dämmerung lebhafter, dann, wenn auch die Nahrungstiere aktiv sind.

Nach den momentanen wissenschaftlichen Kenntnissen kann man sagen:

Auch Fische verfallen teils in einen Ruhezustand, der dem Schlaf höherer Wirbeltiere möglicherweise sehr nahe kommt.

1. Zusammenfassung

1. Die Tages - und Jahresperiodik der lokomotorischen Aktivität wurden bei einigen Buntbarscharten (Cichlidae) unter künstlichen Lichtbedingungen mit der Magnetmarkenmethode untersucht.
Dazu wurden die Fische innerlich mit einem Magneten versehen und ihre Bewegungen über eine Magnetfeld-Differenzsonde mit angeschlossenen Meß- und Schreibgeräten registriert.
2. Vergleichsweise erfolgten über den gleichen Zeitraum Atemfrequenzmessungen. Dabei wurden die Kiemenschläge je Minute zugrunde gelegt.
3. Das Verhalten in Aktiv - und Ruhephase wurde bei den Cichliden und einer ganzen Anzahl anderer Fischfamilien miteinander verglichen.
Aquarien- und Freiwasserbeobachtungen dienten besonders dem Studium des Ruheverhaltens.
4. Beim Indischen Diamantbuntbarsch (Eetroplus suratensis) ist ein lichtabhängiger 24-Stunden-Rhythmus mit hoher Tag- und geringer Nachtaktivität zu erkennen. Im Kunsttag (LD = 12 : 12 ; Hellphase von 8 - 20 h) ist der Aktivitätsrhythmus diphasisch (Bigeminustyp).
Unter Dauerlichtbedingungen (LL und DD) wird nach einer Anpassungszeit ein neuer Rhythmus aufgebaut. Eine Phasenverschiebung ist zu beobachten. Bei Rückkehr zum normalen Hell-Dunkel-Wechsel (12 : 12) spielt sich die alte Aktivitätsperiodik schnell wieder ein.
Die Atemfrequenzmessungen bestätigen im wesentlichen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Hellaktivität spiegelt sich hierbei allerdings nicht wieder. Der Frequenzunterschied zwischen Ruhe- und Aktivphase beträgt 100 %.
Die Ruheperiode liegt in der Dunkelzeit. Der Schwarmverband wird aufgelöst. Die Fische ruhen am Boden aufgestützt. Keine vertikalen Farbwechsel.
5. Der Maria-Buntbarsch (Tilapia mariae) ist lokomotorisch vorwiegend tagaktiv, doch ist der Unterschied zur Nacht nicht so markant wie bei anderen suprademersen Cichliden.

Das Verhältnis beträgt im Jahresdurchschnitt 61 % Hellaktivität zu 39 % Dunkelaktivität.

Ein „Lichtan-Effekt“ mit zuerst vermindelter Aktivität und ein „Lichtaus-Effekt“ mit zuerst erhöhter Aktivität sind zu beobachten.

Eine deutliche mono- oder polyphasische Rhythmik wird nicht erkennbar.

Biologische Veränderungen können deutliche Veränderungen im Aktivitätsmuster und in der Aktivitätsmenge nach sich ziehen, wie z.B. während der Laichperiode oder speziell der Gelegebetreuung.

Die Ergebnisse aus den Messungen der Atemfrequenz bestätigen die vorwiegende Hellaktivität, machen sie sogar noch deutlicher, indem durch ein abendliches Hauptmaximum und ein morgentliches Nebenmaximum diphasisch geprägte Aktivitäten in der Lichtzeit zu erkennen sind. Gegenüber der Nacht sind die Frequenzwerte des Tages um 60 - 80 % erhöht. Wichtig ist dabei die Rangordnung des Tieres; ranghöhere Tiere innerhalb der Gruppe haben am Tage stets eine niedrigere Atemfrequenz; während der intensivsten Nachtruhe sind die Frequenzunterschiede nahezu aufgehoben.

Eine biologische Veränderung, hier z.B. eine Gelegebetreuung durch das einzelne ♀, verändert den Kurvenverlauf im Prinzip nicht, nur sind die Tagwerte zwischen 20 und 40 % erhöht; die Nachtwerte bewegen sich im Bereich einer normalen Frequenzverteilung.

Die Ruheperiode fällt in die Dunkelzeit. Bei intensiver Ruhe stützen sich die Tiere auf und lehnen sich an Bodenstrukturen. Rangniedere Fische beziehen die für sie sichersten Verstecke; dominierende Exemplare ruhen z.T. sehr viel freier. Eine quergestreifte Färbung ist für alle Tiere charakteristisch. Die Revierverteidigung erlischt nahezu. Während der Gelegebetreuung steht das ♀ nur frei und ruhig im Wasser, das Gelege zeitweise befächelnd; eine Bodenebene wird nicht eingenommen.

6. Beim Kongo-Bodenbuntbarsch (Lamprologus weneri) ist ein deutlicher Wechsel von hoher und geringer Aktivität sichtbar. Der Barsch ist vorwiegend dunkelaktiv mit einer

diphasischen Periodik.

Unter Dauerbedingungen (LL und DD) zerfällt der alte Rhythmus der diphasischen lokomotorischen Aktivitätsperiodik und ein monophasischer baut sich auf. Eine Phasenverschiebung ist zu beobachten. Die Aktivitätsmenge unterliegt Veränderungen. Bei der Rückkehr zum Licht-Dunkel-Wechsel (12 : 12) stellt sich die alte Periodik augenblicklich wieder ein.

Die Atemfrequenzwerte, die im einzelnen sehr schwanken, liegen tags um 20 - 30 % höher als nachts. Die Übergänge sind gleitend und Maxima nicht vorhanden. Die vorwiegend lokomotorische Nachtaktivität zeigt sich in diesen Resultaten nicht, vor allem, weil nachts die Revierverteidigung aufgehoben bzw. eingeschränkt ist.

Die Ruheperioden sind kurz und liegen verteilt, vorwiegend in der Lichtzeit. Geruht wird flach auf dem Grund. Farbmuster und Farbwechsel deuten auf die jeweilige Konstitution und Reizaufnahme hin.

7. Der Buckelkopfcichlide (Steatocranus casuarius) zeigt im Febr./März Atemfrequenzwerte, die im einzelnen z.T. breit streuen und tags um ca. 40 % höher liegen als nachts. Den relativ gleitenden Kurvenverlauf unterbrechen ein Abendgipfel, ein geringeres Vormittagsmaximum und ein kleiner Nachtgipfel.

Die Inaktivperioden, offenbar kurz und über den ganzen Tag verteilt, liegen vorzugsweise in der Lichtzeit. Geruht wird flach auf dem Boden liegend. Farbwechsel kommen vor.

Erst Messungen der Lokomotorik könnten beweisen, daß diese Art ebenso nächtlich aktiver ist, wie *Lamprologus*.

8. Beim Quappenbuntbarsch (Teleogramma brichardi) liegen die Atemfrequenzwerte des Tages im Mittel um 50 % über denen der Nacht. Neben einem Abend- und Morgenmaximum wird ein dritter kleinerer Gipfel während der Dunkelphase registriert.

α - und β - Tier unterscheiden sich in den Frequenzen; der Kurvenverlauf ist identisch.

Die Ruheperioden sind offensichtlich breit verteilt über den 24-Std.-Rhythmus und kurz. Geruht wird lediglich flach auf dem Grunde liegend. Farbwechsel sind möglich.

Aggressionen und Revierkonflikte scheinen in der Dunkelzeit zumindest sehr eingeschränkt.

In bezug auf die Lokomotorik deuten sich ähnliche Verhältnisse wie bei den beiden anderen Bodencichliden *Lamprologus* und *Steatocranus* an.

9. *Cichlasoma spec.*, ein Cichlide des nördlichen Südamerika, ist im Sept./Okt. vorwiegend dunkelaktiv. Die Periodik ist monophasisch.
10. Der Segelflosser (*Pterophyllum scalare*) ist hellaktiv, der Aktivitätsrhythmus diphasisch, mit einem Hauptmaximum in den frühen Abendstunden, einem Nebenmaximum am Vormittag. Nachts kann die Aktivität bis unter 1 % pro Zeiteinheit sinken. Die Atemfrequenzwerte bestätigen im wesentlichen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Aktivitätsperiode läßt sich aus diesen Werten aber nicht ablesen. Gegenüber der Nacht sind die Frequenzwerte des Tages um 30 - 50 % erhöht. Die Ruheperiode fällt in die Dunkelheit. Je nach Ruheintensität stehen die Fische frei im Wasser, verbergen sich zwischen Pflanzen, stützen sich am Boden auf oder legen sich seitlich auf Steine. Die Farbkontraste des Tages verblassen. Balzen, Aggressionen und das Einnehmen fester Ruheplätze sind nicht registriert worden.
11. Der Pfauenaugenbuntbarsch (*Astronotus ocellatus*) ist weitgehend lichtaktiv, der Aktivitätsrhythmus monophasisch. Unter Dauerbedingungen (LL und DD) zerfällt die alte Rhythmik schnell. Eine neue wurde bis zum Versuchsende nicht aufgebaut. Die Aktivitätsmenge sinkt kontinuierlich pro Tag (LL) oder ist völlig unregelmäßig (DD). Bei Rückkehr zum normalen LD-Wechsel (12 : 12) spielt sich die alte Aktivitätsperiodik sofort wieder ein. Die Atemfrequenzmessungen bestätigen die Ergebnisse aus den Aktogrammen im wesentlichen. Der mittlere Frequenzunterschied zwischen Dunkel- und Hellphase beträgt etwa 95 %. Die Ruheperiode liegt in der Dunkelzeit. Die Ruheintensität bestimmt das Verhalten. Seitenlagen am Boden und im freien Wasser sind Merkmale einer tiefen Ruhephase. Farbwechsel sind stark ausgeprägt, aber typisch für verschiedene Ursachen.

12. Der Felsenkammbarsch (Crenicichla saxatilis) ist hellaktiv, der Aktivitätsrhythmus diphasisch, Haupt- und Nebenmaxima sind deutlich zu unterscheiden. Die durchschnittliche Aktivität beträgt pro Zeiteinheit in der Hellperiode 15 %, während der Dunkelzeit sinkt sie unter 5 %. Die Messungen der Atemfrequenz bestätigen die Ergebnisse aus den Aktogrammen. Eine diphasische Aktivperiode läßt sich hieraus nicht erkennen. Im Vergleich zur Ruhephase ist die Atemfrequenz während der Aktivzeit um mehr als 50 % im Mittel erhöht.
- Die Ruheperiode liegt in der Dunkelheit. Die Fische verstecken sich am Boden. Keine markanten Farbwechsel.
13. Der Pfauenaugenkammbarsch (Crenicichla lepidota) zeigt in einer 3-Monate-Aufzeichnung (Nov. - Jan.) eine starke Lichtaktivität. Die Rhythmik ist diphasisch, mit einem Hauptmaximum in den Vormittagsstunden und einem Nebenmaximum am Abend. Das Aktivitätsmittel liegt in der Hellphase bei 15 % pro Zeiteinheit, in der Dunkelphase unter 5 %. Die Ruheperiode während der Dunkelzeit wird verborgen stehend oder liegend am Boden verbracht. Junge ruhen noch zusammen, ältere Fische stets getrennt. Die Färbung kann sehr variabel sein.
14. Unter gleichbleibenden abiotischen Versuchsbedingungen waren innerhalb der Jahresperiodik bei allen untersuchten Cichliden keine wesentlichen Resultatsunterschiede festzustellen.
- Individuelle Differenzen, Rangordnung (soziale Stellung innerhalb der Gruppe), biologische Veränderungen des Einzeltieres (Alter, Geschlechtsreife; Hunger, Sättigkeit) und Haltung (solo, Gemeinschaft) können Abweichungen von normalen Frequenzverteilungen, Kurvenverläufen und Verhaltensmustern prägen.
- Ähnliche Auswirkungen haben abiotische Störungen.
15. Unregelmäßige, ausreichende Fütterung hat keinen wesentlichen Einfluß auf das Aktivitätsmuster. Die Aktivitätsmenge und die Atemfrequenz können kurz erhöht sein. Gefressen wird nur in Aktivitätsperioden.
16. Bei tagaktiven Offenbrütern (*Pterophyllum*, *Astronotus*, *Crenicichla*) werden die Jungen zur Nacht in einer „ Schlaf-

grube " gesammelt. Höhlenbrüter bergen ihre Jungen zur Ruheperiode in der Bruthöhle (Steatocranus, Lamprologus). Bei Maulbrütern finden sie im Maul von Mutter und/oder Vater Schutz (Tilapia, Pelmatochromis, Haplochromis).

17. Die meisten Fische haben feste Ruheperioden, die sich in den Tagesrhythmus einschieben. Es gibt viele Beispiele für offenbar echten Schlaf, wenn auch das Schlafbedürfnis im Durchschnitt geringer zu sein scheint als das anderer Wirbeltiere. Die Ruhezeiten sind verschieden lang bei den einzelnen Arten und liegen zeitlich unterschiedlich verteilt. Das typische Ruheverhalten mit der Einnahme bestimmter Ruhestellungen wird im natürlichen Milieu bei Nachtaktiven und Tagaktiven durch Lebensweise, veränderliche biologische Gegebenheiten (z.B. Alter, Geschlechtsreife, Hunger) und vor allem die ökologischen Beziehungen geprägt.
18. Fische des Epipelagials ruhen frei im Wasser schwebend, in unterschiedlichen Tiefen, in Seiten- und Rückenlage treibend, verschieden schief zur Waagerechten, mit keiner oder geringer Eigenbewegung. Bewegung ist nicht immer identisch mit völligem Wachsein. Sogenannte Dauerschwimmer, in der Regel ohne Schwimmblase, schwimmen vermutlich selbst im Schlaf. Die Ruhezeiten sind meist kurz; die Schwarmverbände zeigen Auflösungstendenz.
19. Fische des Küsten-Pelagials sind in ihrem Ruheverhalten den oben genannten Arten ähnlich, weil sie sich meist zur Ruheperiode ins freie Wasser begeben. Es gibt jedoch erste Übergangsformen zur nächsten Fischgruppe, wobei Substratstrukturen als Orientierungspunkte und zum Schutz wichtig werden. Bodenkontakte erfolgen nicht; geruht wird immer frei stehend.
20. Die suprademersen Arten nutzen die unterschiedliche Substratbeschaffenheit in vielfältigster Weise zur Ruhe; das Ruheverhalten ist entsprechend mannigfaltig. Bodengebundene Schlafplätze zwischen Pflanzen, Korallenästen und Aktinienarmen, in Höhlen, Spalten und anderen Strukturen werden aufgesucht. Die Fische betten sich richtig auf die Seite, legen sich auf den Rücken, verfertigen nächtliche Schutzhüllen aus Schleim, graben sich völlig in den Untergrund ein oder verkeilen sich zwischen Felsen. Orientierung und Fixierung erfolgen durch positive Thigmotaxis,

Lichtrückenreflex, Schwerkraft, Strömung und nach Artgenossen. Bestimmte Schlafplätze werden von ortstreuen Fischen immer wieder benutzt, bei Gefahr auch in der Aktivphase aufgesucht, bewacht und verteidigt.

Zur Verdauungsruhe begeben sich einige Tiere in die für sie typische Ruhestellung.

Bei vielen Arten finden sich die Einzeltiere zur Ruhezeit auf engem Raum zusammen.

Die soziale Stellung des Individuums innerhalb eines Verbandes kann während der Ruhe in unterschiedlichster Form bedeutend werden.

21. Demerse Fische schlafen vorzugsweise mit mehr oder minder positiver Thigmotaxis am und im Substrat. Bewegungslosigkeit ist nicht immer identisch mit Ruhe. Einige Welse und Rochen lassen sich in Seiten- oder Rückenlage nahe der Wasseroberfläche treiben.

22. Gähnen wird vorzugsweise in der Hellphase im Gemeinschaftsbecken registriert und als symbolische Drohgebärde gedeutet.

23. Die Fische schützen sich in der Ruhephase gegen Feinde und abiotische Störungen z.B. durch Schleimhüllen, Bewegungslosigkeit, farbliche Tarnung, Flucht, Verstecken, Eingraben, Verkeilen, Aufpumpen, Verdichtung des Schwarmverbandes, positive Thigmotaxis und negative Phototaxis.

24. Färbung und Farbwechsel, Aufenthaltsort, Reizempfindlichkeit, Fluchtdistanz, Atemfrequenz, elektrische Impulsfrequenz, Lokomotorik, O_2 -Verbrauch, Darmtemperatur, Hirnströme, Herzschlag, Blutdruck, Stoffwechsel, Flossenbewegung, Aggression und Verhalten können Hinweise auf den Zustand des Fisches und seine Ruheintensität geben.

Beobachtungen und Messungen, spezifisch angewandt, deuten bei vielen Arten auf Schlaf hin. Schlaftiefe und -dauer werden u.a. von Gefährdung, Stoffwechsel und Rangordnung der Tiere bestimmt.

= = = = =

Literatur

- Abel, E.F. (1962): Freiwasserbeobachtungen an Fischen im Golf von Neapel als Beitrag zur Kenntnis ihrer Ökologie und ihres Verhaltens
Int. Revue ges. Hydrobiol., 47, 2, 219-290
- Albrecht, H. (1969): Behavior of four species of atlantic damselfishes from Columbia, South America (*Abudefduf saxatilis*, *A. taurus*, *Chromis multilineata*, *C. cyanea* / Pisces, Pomacentridae)
Z.f.Tierpsychol., 26, 662-676
- Andreasson, S., Müller, K. (1969): Persistence of the diel activity phase shift in *Cottus poecilopus* Heckel (Pisces) after transfer from 66° to 55° northern latitude
Oikos, 20, 1, 171-174
- Aschoff, J. (1954): Zeitgeber der tierischen Tagesperiodik
Naturwiss., 41, 49-56
- (1955): Exogene und endogene Komponente der 24-Std.-Periodik bei Tier und Mensch
Naturwiss., 42, 569-575
- (1957): Aktivitätsmuster der Jahresperiodik
Naturwiss., 44, 361-367
- (1958): Tierische Periodik unter dem Einfluß von Zeitgebern
Z.f.Tierpsychol., 15, 1-30
- (1959): Zeitliche Strukturen biologischer Vorgänge
Nova Acta Leopoldina, N.F. 21, 147-177
- (1959): Periodik licht- und dunkelaktiver Tiere unter konstanten Umgebungsverhältnissen
Pflüg. Arch., 270, 9

- Aschoff, J. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität
In: Kükenenthal, Handbuch der Zoologie
8, Teil II, 1-74
- , Wever, R. (1962): Spontanperiodik des Menschen bei
Ausschluß aller Zeitgeber
Naturwiss., 49, 337-342
- Baerends, G.P., Baerends-van Roon, J.M. (1950): An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes
Behaviour, Suppl. I, Leiden
- Bechtle, W. (1964): Räuberbande im Aquarium
Franckh, Stuttgart
- Bregnballe, F. (1961): Plaice and flounder as consumers of the microscopic bottom fauna
Meddelelser fra Danmarks Fiskeri - og Havundersøgelses, N.S. 3, 6, 133-182
- Bünning, E. (1963): Die physiologische Uhr
Springer, Berlin
- Casimir, M. (1967): Eine Schleimdrüse zur Herstellung der Schlafhüllen bei Papagei- und Lippfischen
Naturwiss., 54, 446-447
- Emery, A. (1967): Comparative ecology of damselfishes (Pisces, Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida
-- Briefl. Mittlg. --
- Fishelson, L. (1964): Observations on the biology and behaviour of red sea coral fishes
Bull. Sea Fish. Res. Sta., Haifa, 37, Contributions to the knowledge of the red sea, 30, 11-26
- (1965): Observations and experiments on the red sea anemones and their symbiotic fish Amphiprion bicinctus
Bull. Sea Fish. Res. Sta., Haifa, 39, Contributions to the knowledge of the red sea, 31, 1-14
- Fontaine, M. (1939): Le sommeil des vertébrés marines
Sciences, 290-292

- Foulkes, D. (1969): Die Psychologie des Schlafs
Fischer, Frankfurt/Main
- Frey, H. (1966): Das Aquarium von A bis Z
Neumann, Radebeul
- Fricke, H.W. (1970): Ökologische und verhaltensbiologische
Beobachtungen an den Röhrenaalen *Gorgasia sillneri*
und *Taenioconger hassi* (Pisces, Apodes, Hetero-
congridae)
Z.f.Tierpsychol., 27, 1076-1099
- Gibson, R.N. (1970): The tidal rhythm of activity of
Coryphoblennius galerita (L.), (Teleostei, Blenniidae)
Anim. Behav., 18, 539-543
- Goldstein, R.J. (1970): Cichlids
T.F.H. Publications, Jersey City, N.Y.
- (1971): Introduction to the cichlids
T.F.H. Publications, Jersey City, N.Y.
- Grambow, A. (1966): Wie Fische schlafen
Aqu. u. Terr., 7, 228-229
- Grave, H. (1971): Kurzzeitige Schwankungen im Neuston
der Norwegischen See
Diplomarbeit, unveröffentlicht
- de Groot, S.J. (1968): Eine neue Meßmethode der
Schwimmaktivität von Plattfischen
Umschau, 21, 665
- (1968): Diurnal variation and seasonal changes in
trawl catches of turbot (*Scophthalmus maximus* L.)
Intern. Counc. for the explor. of the sea.
C.M., B: 5, Gear and behaviour committee,
Ref.: Demersal fish (northern) cttee., 1-6
- (1968): Diurnal changes in trawl catches of plaice,
dab and sole
Intern. Counc. for the explor. of the sea.
C.M., B: 6, Gear and behaviour committee,
Ref.: Demersal fish (northern) cttee., 1-6

- de Groot, S.J., Schuyf, A. (1967): A new method for recording the swimming activity in flatfishes
Experientia, 23, 574, 1-6
- Halsband, E.u.I. (1968): Eine Apparatur zur Messung der Stoffwechselintensität von Fischen und Fischnährtieren
Arch. Fischereiwiss., XIX, 1, 78-82
- Hantelmann, M. (1969): Diese Hechte sind keine Hechte
Aqu. Mag., 2, 48 ff.
- Hara, T., Gorbman, A. (1967): Electrophysiological studies of the olfactory system of the goldfish, *Carassius auratus* L., I. Modification of the electrical activity of the olfactory bulbs by other central nervous structures
Comp. Biochem. Physiol., 21, 185-200
- , Ueda, K., Gorbman, A. (1965): Electroencephalographic studies of homing salmon
Science, 149, 884-885
- Harder, W., Hempel, G. (1954): Studien zur Tagesperiodik der Aktivität von Fischen, I. Versuche an Plattfischen
K. Mittlg. a. d. Inst. f. Fischereibiologie d. Univ. Hmb., 5, 22-31
- Harker, J.E. (1958): Diurnal rhythms in the animal kingdom
Biol. Rev., 33, 1-52
- Haßenberg, L. (1965): Ruhe und Schlaf bei Säugetieren (Die neue Brehm - Bücherei), Ziemsen, Wittenberg
- Hediger, H. (1955): Tiere im Schlaf
Documenta Geigy, Basel
- Hempel, G. (1956): Ökologische Studien zum tagesrhythmischen Verhalten von Meeresfischen
Verhdlg. d. dtsh. zool. Ges. i. Hmb., 27, 415-421

- Hempel, G. (1956): Studien zur Tagesperiodik der Aktivität von Fischen, II. Die Nahrungsaufnahme der Scholle
K. Mittlg. a. d. Inst. f. Fischereibiologie d. Univ. Hmb., 6, 22-37
- , u. I., Lillelund, K. (1956): Studien zur Tagesperiodik der Aktivität von Fischen, III. Eine einfache mechanische Registrieranordnung zur Untersuchung der Schwimmaktivität von Bodenfischen
K. Mittlg. a. d. Inst. f. Fischereibiologie d. Univ. Hmb., 6, 38-41
- Herter, K. (1953): Die Fischdressuren und ihre sinnesphysiologischen Grundlagen
Akademie, Berlin
- Hobson, E. S. (1968): Predatory behaviour of some shore fishes in the gulf of California
Fish and wildlife service, res. rep. 73, 1-92
- (1965): Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the gulf of California
Copeia, 3, 291-302
- Holst, E. v. (1939): Entwurf eines Systems der lokomotorischen Periodenbildung bei Fischen
Z. vergl. Physiol., 26, 481-528
- Immelmann, K. (1964): Schlafverhalten bei Mensch und Tier. Erster Teil: Vom Schlafverhalten der Wirbeltiere
BYK-Gulden-Lomberg, Konstanz
- Jönsson, N. (1967): Experimentelle Untersuchungen über die Futtersuche und die Aktivität einsömmriger Karpfen
Z. f. Fischerei, Band XV, N.F., 1/2, 61-127
- Kausch, H. (1969): The influence of spontaneous activity on the metabolic rate of starved and fed young carp (Cyprinus carpio L.)
Verh. Internat. Verein. Limnol., 17, 669-679

- Kisch, B. (1948): Electrographic investigations of the heart of fish
Exp. Med. Surg., 6, 31-62
- Krüper, T. (1907): Untersuchungen über die Atmung der Teleosteer
Arch. ges. Physiol., 117, 6
- Kühlmann, D. H. H., Karst, H. (1967): Freiwasserbeobachtungen zum Verhalten von Tobiasfischschwärmen (Ammodytidae) in der westlichen Ostsee
Z. f. Tierpsychol., 24, 282-297
- Lehr, E., Wenzel, M., Werner, G. (1970): Zur Biochemie des Gedächtnisses, I. Einfluß von Schwerem Wasser auf das Gedächtnis von Fischen
Naturwiss., 57, 521-524
- Lillelund, K. (1967): Messungen der Aktivität von Fischen mit Hilfe magnetischer Marken
Ber. d. Dtsch. Wiss. Komm. f. Meeresf., Bd., XIX, 1, 1-12
- Lissmann, W. (1946): The neurological basis of the locomotory rhythm in the spinal dogfish
J. Exp. Biol., 23, 143-176
- , Schwassmann, H. O. (1965): Activity rhythm of an electric fish *Gymnorhamphichthys hypostomus*, Ellis
Z. vergl. Physiol., 51, 153-171
- Livingston, R. J. (1968): A volumetric respirometer for long-term studies of small aquatic animals
J. mar. biol. Ass. U.K., 48, 485-497
- (1970): A device for the continuous respirometry of small aquatic animals
Copeia, 4, 756-758
- (1971): Circadian rhythms in the respiration of eight species of cardinal fishes (Pisces: Apogonidae): comparative analysis and adaptive significance
Marine Biology, Vol. 9, 3, 253-266

Lohmann, M. (1966): Der durch circadiane Frequenzänderung
entstehende Fehler bei der Bestimmung von Phasenver-
schiebungen

Experientia, 22, 340

--- (1967): Richtungstendenz bei circadianen Frequenz-
änderungen

Biol. Zbl., 86, 5, 623-628

--- (1967): Ranges of circadian period length

Experientia, 23, 788

--- (1967): Zur Bedeutung der lokomotorischen Aktivität
in circadianen Systemen

Z. vergl. Physiol., 55, 307-332

Luther, W., Fiedler, K. (1961): Die Unterwasserfauna der
Mittelmeerküsten

Parey, Hamburg

Meyer, A. (1972): 1. Seefischerei, (Tiefenfischerei
sowjetischer Trawler auf Grenadierfische, Schwarzen
Heilbutt, Rotzunge und Rotbarsch)

Inf. f. d. Fischwirtschaft, 19, 5, 154 ff.

Mohr, H. (1969): Echolotbeobachtungen über den Einfluß
einiger Verhaltensweisen der Fische auf den Fang mit
pelagischen Schleppnetzen

Ber. d. Dtsch. Wiss. Komm. f. Meeresf., 20,
3-4, 256-277

--- (1970): Aktivitätsperiodik bei Aalen

Inf. f. d. Fischwirtschaft, 17, 3/4, 105-107

--- (1972): Nutzfischbeobachtungen mittels einer
Taucherkugel

Inf. f. d. Fischwirtschaft, 19, 6, 213 f.

Müller, A. (1968): Die Nahrung junger Plattfische in
Nord- und Ostsee

Kieler Meeresforschungen, Bd., XXIV, 2, 124-143

- Müller,K.(1968): Freilaufende circadiane Periodik von Ellritzen am Polarkreis
Naturwiss.,55, 3, 140
- (1969): Jahreszeitliche Wechsel der 24-h-Periodik bei der Bachforelle (*Salmo trutta* L.) am Polarkreis
Oikos, 20, 1, 166-170
- (1969): Die Tages - und Jahresperiodik der Bachforelle (*Salmo trutta* L.) am Polarkreis
Aquila, Ser. Zoologica, 8, 50-62
- (1969): Tagesperiodik von Wasserorganismen am Polarkreis
Umschau, 1, 18-19
- (1969): Die Tagesperiodik bei Fischen Österreichs Fischerei, 1, 6-9
- Müller- Limmroth,W.(1965): Schlafverhalten bei Mensch und Tier. Zweiter Teil: Der Schlaf des Menschen
BYK-Gulden - Lomberg, Konstanz
- Müller,K.,Müller-Haeckel,A.,Thomas,E.,Göthberg,A.(1970): Der Kaltisjokk (Die Biologie eines Lappländischen Waldbaches)
Österreichs Fischerwi, 5/6, 73-147
- ,Schreiber,K.(1967): Eine Methode zur Messung der lokomotorischen Aktivität von Süßwasserfischen
Oikos, 18, 135-136
- Muus,B.J.(1967): The fauna of danish estuaries and lagoons
Meddelelser fra Danmarks Fiskeri - og Havundersøgelse, N.S. 5, 1, 1-316
- Myrberg,A.A.,jr.(1965): A descriptive analysis of the behaviour of the african cichlid fish, *Pelmatochromis guentheri* (Sauvage)
Anim. Behav., 13, 2-3, 312-329
- (1966):.Parental recognition of young in cichlid fishes
Anim. Behav., 14, 4, 565-571

- Myrberg, A.A., jr., Brahy, B.D., Emery, A.R. (1967): Field observations on reproduction of the damselfish, *Chromis multilineata* (Pomacentridae), with additional notes on general behavior
Copeia, 4, 819-827
- Nelson, D.R., Johnson, R.H. (1970): Diel activity rhythms in the nocturnal, bottom-dwelling sharks, *Heterodontus francisci* and *Cephaloscyllium ventriosum*
Copeia, 4, 732-739
- Obele, B., Ascher, K. (1968): Nachweis der lichtgesteuerten Aktivität der Karausche durch eine neuartige Versuchsanordnung
Bundeswettbewerb: Jugend forscht
- Oeto, J. (1950): Electrocardiograms of fish
Physiol. Comp. et Oecol., 2, 181-186
- Olla, B. (1966): Studies on rhythms in a school of adult bluefish
Amer. Zool., 6, 4
- Qazim, S.Z. (1955): Rearing experiments on marine teleost larvae and evidence of their need for sleep
Nature, 175, 4448, 217-218
- Pfeiffer, W. (1969): Gasstoffwechsel der Fische, Amphibien und Reptilien
Fortschr. d. Zool., 19, 105-140
- Satchell, B. (1968): The genesis of certain cardiac arrhythmias in fish
J. Exper. Biol., 49, 129
- Schäfer, W. (1955): Über das Verhalten von Jungheringschwärmen im Aquarium
Arch. Fisch. Wiss., 6, 276-287
- Schubert, K. (1966): Der Georges Bank Hering
Inf. f. d. Fischwirtschaft, 13, 5, 162

- Seyaty, T. (1957): Quelques données sur l'électrocardiogramme de la Tinca
Bull. de la Soc. Zool. de France, 82, 49
- Siegmund, R. (1969): Lokomotorische Aktivität und Ruheverhalten bei einheimischen Süßwasserfischen (Pisces: Percidae, Cyprinidae)
Biol. Zbl., 88, 295-312
- Smith, A. (1970): Die programmierte Natur (Die Rhythmen unseres Lebens)
Juncker, München
- Spencer, W. P. (1939): Diurnal activity rhythms in freshwater fishes
Ohio J. Science, 39, 119-132
- Starck, W. A., Davis, W. P. (1966): Night habits of fishes of Alligator Reef, Florida
Ichthyologica, 38, 4, 313-356
- Sterba, G. (1959): Süßwasserfische aus aller Welt
Urania, Leipzig
- Stevenson, R. A., jr., Myrberg, A. A., jr. (1966): Behavior of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* in the field and in the aquarium
Amer. Zool., 6, 4, 516
- Suworow, J. K. (1959): Allgemeine Fischkunde
VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin
- Szymanski, J. S. (1914): Eine Methode zur Untersuchung der Ruhe - und Aktivitätsperioden bei Tieren
Pflüg. Arch., 158, 343-385
- (1918): Die Verteilung von Ruhe - und Aktivitätsperioden bei einigen Tierarten
Pflüg. Arch., 172, 430-448
- (1920): Bericht über die Untersuchungen der Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen
I. Rev. Biol., 2, 60

- Szymanski, J.S. (1920): Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen
Z. allgem. Physiol., 18, 105-162
- Tesch, F.W. (1965): Echographenaufzeichnungen in Fischen zur Untersuchung der Wanderaktivität von Fischen
Arch. Fischereiwiss., XV, 3, 186-193
- (1967): Aktivität und Verhalten wandernder Lampetra fluviatilis, Lota lota und Anguilla anguilla im Tidegebiet der Elbe
Helgol. wiss. Meeresunters., 16, 92-111
- Thompson, J.L.C. (1961): Rhythmic activity in animal physiology and behaviour
Academic Press, New York und London
- Ueda, K., Hara, T., Gorbman, A. (1967): Electroencephalographic studies on olfactory discrimination in adult spawning salmon
Comp. Biochem. Physiol., 21, 133-143
- Verheijen, F.J., de Groot, S.J. (1967): Diurnal activity pattern of plaice and flounder (Pleuronectidae) in aquaria
Netherl. J. of sea res., 3, 3, 383-390
- Vogt, D. (1962): Buntbarsche
Kernen, Stuttgart
- Weber, E. (1961): Über Ruhelagen von Fischen
Z. f. Tierpsychol., 18, 5, 517-533
- Wehrmann, L. (1969): Messung der Bewegungsaktivität des Aales (Anguilla anguilla (L.)) unter Verwendung einer Markierung mit Magnetmarken
Diplomarbeit, unveröffentlicht
- Wever, R. (1967): Zum Einfluß der Dämmerung auf die circadiane Periodik
Z. vgl. Physiol., 55, 255-277
- Wickler, W. (1958): Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen, II. Die Spezialisierung des Steatocranus
Z. f. Tierpsychol., 15, 427-446

Wickler, W. (1965): Neue Varianten des Fortpflanzungsverhaltens afrikanischer Cichliden (Pisces, Perciformes)
Naturwiss., 52, 9, 219

--- (1966): Unerwartetes bei Zwergcichliden
DATZ, 1, 9-13

--- (1967): Vergleich des Ablaichverhaltens einiger paarbildender sowie nicht-paarbildender Pomacentriden und Cichliden (Pisces: Perciformes)
Z. f. Tierpsychol., 24, 457-470

--- (1967): Vergleichende Verhaltensforschung und Phylogenetik; (Die Evolution der Organismen)
Band I, Fischer, Stuttgart

Winterstein, H. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Fischatmung
Arch. ges. Physiol., 125, 73-98

Woodhaed, P. M. (1966): Behaviour of fish in relation to light
Oceanogr. Mar. Biol. Rev., 4, 337-403

Wunder, W. (1960): Einpflanzung von Fremdkörpern aus Kunststoffen und anderem in die Muskulatur und in die Leibeshöhle von Fischen. Versuche an Karpfen (Cyprinus carpio L.)
Int. Rev. ges. Hydrobiol., 45, 2, 283-296

Zeisberger, E. (1961): Die Abhängigkeit des Standardmetabolismus vom Gewicht der Fische
Z. f. Fischerei, N.F. 10, 203-219

Ziemiankowski, W. B., Christea, E. (1961): Beobachtungen zur Ernährungsdynamik der Fische während des Winters
Z. f. Fischerei, N.F. 10, 275-298

Lebenslauf

- Erhard Weber am 31. 12. 1940 in Berlin geboren.
Vater: Otto Weber
Mutter: Liesbeth Weber geb. Selchow
Heirat 1964, eine Tochter
Wohnhaft Berlin-Steglitz, Lepsiusstraße 60.
- 1957 Beendigung der 10. Klasse der Hermann-Hesse-Schule, Oberschule wissenschaftlichen Zweiges in Berlin.
- 1960 Abschluß einer dreijährigen Lehre zum Speditionskaufmann bei der Firma Papendieck & Co. in Berlin.
- 1961-1963 Ausbildung zum biologisch-(landwirtschaftlich)-technischen Assistenten mit staatlicher Prüfung und Beschäftigung an der Bundesforschungsanstalt für Fischerei in Hamburg.
- Frühjahr 1964 technische Assistentenstelle am Max-Planck-Institut für vergleichende Erbbiologie und Erbpathologie in Berlin-Dahlem.
- SS 1964 bis
WS 1965/66 Beginn des Studiums der Biologie mit kleiner Matrikel an der Freien Universität Berlin.
- Dezember 1965 durch Ablegen der Begabtenprüfung Erlangung der vollen Hochschulreife.
- SS 1966 Fortsetzung des Studiums mit großer Matrikel.
- SS 1967 Vordiplom im Fach Biologie (Zoologie, Botanik, Chemie, Physik) an der Freien Universität Berlin.
- Herbst 1969 Beginn der Arbeiten zur vorliegenden Dissertation am I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin.

Herrn Prof. Dr. Dietrich Ohm (TU Berlin) danke ich für die thematische Betreuung der Arbeit, Herrn Prof. Dr. Georg Kümmler (FU Berlin) für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und jegliche materielle und finanzielle Unterstützung.

